

ワケギの起源に関する細胞遺伝学的研究

田 代 洋 丞
(蔬菜・花卉園芸学研究室)
昭和58年11月28日 受理

Cytogenetic Studies on the Origin of *Allium wakegi* Araki

Yousuke TASHIRO
(Laboratory of Olericulture and Floriculture)
Received November 28, 1983

Summary

Allium wakegi Araki was investigated cytogenetically to clarify its origin. The results are summarized in the following.

1. Somatic chromosomes in *A. wakegi* were notably heterozygous in their constitution, and none of them occurred in pair. The karyotype of this plant could be expressed by the following formula: $K_{(2n)} = 14V + J_1^{(1)} + J_2^{(1)}$. The occurrences of heteromorphic bivalent and univalent chromosomes were observed at meiotic metaphase-I (MI). This plant was completely sterile. Therefore, *A. wakegi* must be an allodiploid plant and have a hybrid origin.

2. Though more than 90 % of the pollen mother cells (PMCs) observed had 16 bivalent chromosomes which showed normal pairing at MI, the tetraploid *A. wakegi* was completely pollen sterile and had no seed set under selfing. However, this plant had a seed set of 0.4 to 14.9 % under crossing with *A. ascalonicum* L. and *A. fistulosum* L., and many triploid hybrids were obtained.

3. The triploid hybrids between the tetraploid *A. wakegi* and *A. ascalonicum* and between the tetraploid *A. wakegi* and *A. fistulosum* showed the karyotypes expressed respectively by the following formulas: $K_{(2n)} = 21V + J_1 + J_2 = 2(7V + J_1^{(1)}) + (7V + J_2^{(1)})$, $K_{(2n)} = 21V + J_1 + 2J_2^{(1)} = (7V + J_1) + 2(7V + J_2^{(1)})$. At MI in most of the PMCs of both hybrids, the chromosome configuration was $8_{II} + 8_I$. These results indicate that *A. wakegi* has two component genomes (denoted by X, Y), one of which is homologous with the genome of *A. ascalonicum* (A), and the other with that of *A. fistulosum* (F).

4. *A. ascalonicum* crossed readily with *A. fistulosum*. The morphological characters of inflorescence and flowers, karyotype, and chromosome behaviors in meiosis of the hybrid (AF) were quite similar to those of *A. wakegi*. Moreover, meiotic behaviors of the amphidiploid hybrid (AAFF) and the triploid hybrids (AAF, AFF) were similar to those of the tetraploid *A. wakegi* (XXYY) and the triploid hybrids (XYA, XYF), respectively. These results support the assumption that *A. wakegi* must be a F_1 plant between *A. ascalonicum* and *A. fistulosum*.

5. The hybrid (XYAF) between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*) showed the karyotype expressed by the following formula: $K_{(2n)} = 28V + J_1 + J_2 + 2J_2^{(1)} = 2(14V + J_1^{(1)} + J_2^{(1)})$. At MI in the PMCs of the hybrid the chromosome configuration was 16_{II} . At metaphase of pollen grain mitosis the karyotype of most of the pollen grains was expressed by the following formula: $K_{(n)} = 14V + J_1^{(1)} + J_2^{(1)}$. The hybrid was pollen fertile and had

a good seed set. Therefore, it became clear that the genome of *A. wakegi* (XY) and that of the hybrid (AF) are highly homologous, and it was proved that *A. wakegi* is a F_1 plant between *A. ascalonicum* and *A. fistulosum*.

6. The hypoplasia of anthers was occurred only in the F_1 plants, *A. fistulosum* (φ) \times *A. ascalonicum* (δ), due to the genetic disharmony between the cytoplasm derived from *A. fistulosum* and the genome derived from *A. ascalonicum*. The same genetic disharmony concerning with the anther development was found in *A. wakegi*. Therefore, the cytoplasm of *A. wakegi* must be derived from *A. fistulosum*.

From the results mentioned above it is concluded that *A. wakegi* has originated as a F_1 plant between *A. fistulosum* (as the female parent) and *A. ascalonicum* (as the male parent).

目 次

| | |
|---------------------------------------|----|
| 緒 論 | 3 |
| 本 論 | 8 |
| 第1章 ワケギの雑種性および不稔性 | 8 |
| 第1節 材料および方法 | 8 |
| 第2節 実験結果 | 10 |
| 1 体細胞染色体 | 10 |
| 2 減数分裂 | 11 |
| 3 抽苔性および花器の発達 | 14 |
| 4 花粉稔性および種子稔性 | 14 |
| 第3節 考 察 | 15 |
| 1 ワケギの雑種性 | 15 |
| 2 ワケギの祖先種の推定 | 15 |
| 3 ワケギの不稔性 | 16 |
| 第2章 染色体倍加によるワケギの稔性回復 | 17 |
| 第1節 材料および方法 | 18 |
| 第2節 実験結果 | 18 |
| 1 減数分裂 | 18 |
| 2 花粉稔性および種子稔性 | 19 |
| 第3節 考 察 | 21 |
| 第3章 ワケギのゲノム分析—シャロットおよびネギを分析種とするゲノム分析— | 21 |
| 第1節 材料および方法 | 21 |
| 第2節 実験結果 | 24 |
| 1 体細胞染色体 | 24 |
| 2 減数分裂 | 24 |
| 第3節 考 察 | 27 |
| 第4章 シャロットとネギの交雑能力およびこれらの雑種とワケギの類似性 | 28 |
| 第1節 材料および方法 | 28 |
| 第2節 実験結果 | 28 |
| 1 シャロットとネギの交雑 | 28 |
| 2 シャロットとネギの雑種 | 29 |
| (1) 形態 | 29 |
| (2) 体細胞染色体 | 35 |

| | |
|------------------------------|----|
| (3) 減数分裂 | 35 |
| (4) 花粉稔性および種子稔性 | 37 |
| 第3節 考 察 | 40 |
| 1 シャロットとネギの交雑能力 | 40 |
| 2 シャロットとネギの雑種とワケギの類似性 | 41 |
| 第5章 4倍性ワケギと複2倍体(シャロット×ネギ)の雑種 | 41 |
| 第1節 材料および方法 | 41 |
| 第2節 実験結果 | 43 |
| 1 体細胞染色体 | 43 |
| 2 減数分裂 | 43 |
| 3 花粉粒の染色体 | 43 |
| 4 花粉稔性および種子稔性 | 43 |
| 第3節 考 察 | 47 |
| 第6章 ワケギの細胞質の由来—葯の発育不全からの考察— | 48 |
| 第1節 材料および方法 | 48 |
| 第2節 実験結果 | 49 |
| 1 シャロットとネギの雑種およびワケギの葯の発達 | 49 |
| 2 3倍性雑種の葯の発達 | 50 |
| 第3節 考 察 | 53 |
| 1 葯の発育不全の原因 | 53 |
| 2 ワケギの細胞質の由来 | 53 |
| 総合考察 | 53 |
| 1 ワケギの変異 | 53 |
| 2 ワケギの植物分類上の取扱い | 54 |
| 3 今後の研究課題 | 57 |
| 4 新しい葉ネギ類の育種 | 57 |
| 摘 要 | 58 |
| 謝 辞 | 59 |
| 引用文献 | 59 |

結 論

ワケギ (Fig. 1) は日本、中国および東南アジア諸国で古くから栽培されてきた蔬菜である^{18,42,61)}。この植物は耐寒性はあまりないが低温伸長性に優れるので、わが国では西日本において秋から春にかけて栽培される^{65,101)}。その葉は軟らかくて甘味に富み、独特な香りを持つので、酢味噌和え (ぬた)、汁の実、雑煮・雑炊の具あるいは薬味として古くから珍重されてきた^{21,37)}。しかしながら、近年の食生活の多様化にともない葉ネギ類の需要が急激に増加しているにもかかわらず、ワケギの需要・供給はその生態的特性および消費方法の特殊性のためにほとんど伸びていない。そこで、ワケギのすぐれた風味を生かした新しい葉ネギ類の育成が望まれるが、この植物を育種素材として活用するためにはこの植物と他のネギ属植物との類縁関係、さらには、この植物の起源が明らかにされなければならない。

ワケギは形態がシャロット *Allium ascalonicum* L. およびネギ *A. fistulosum* L. に類似し、多くの形質がこれらの植物の中間的である (Fig. 1~9)。したがって、ワケギはシャロットあるいはネギと混同されることが多く、植物分類上錯雑した取扱いを受けてきた。ワケギの学名と

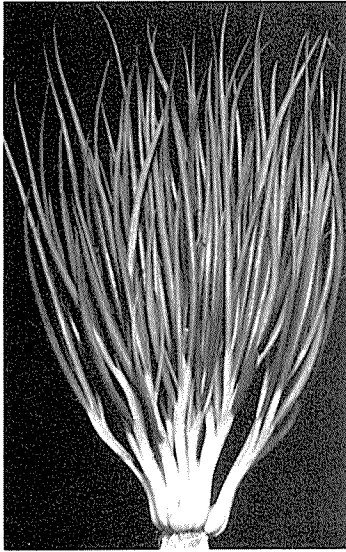


Fig. 1 Typical plant of *Allium wakegi* prior to flowering. $\times 1/7$.

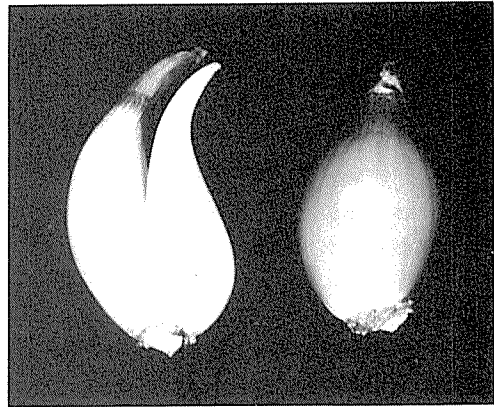


Fig. 3 Mature bulbs of *A. wakegi*. Left, white and slender one. Right, red and thickset one. $\times 0.8$.

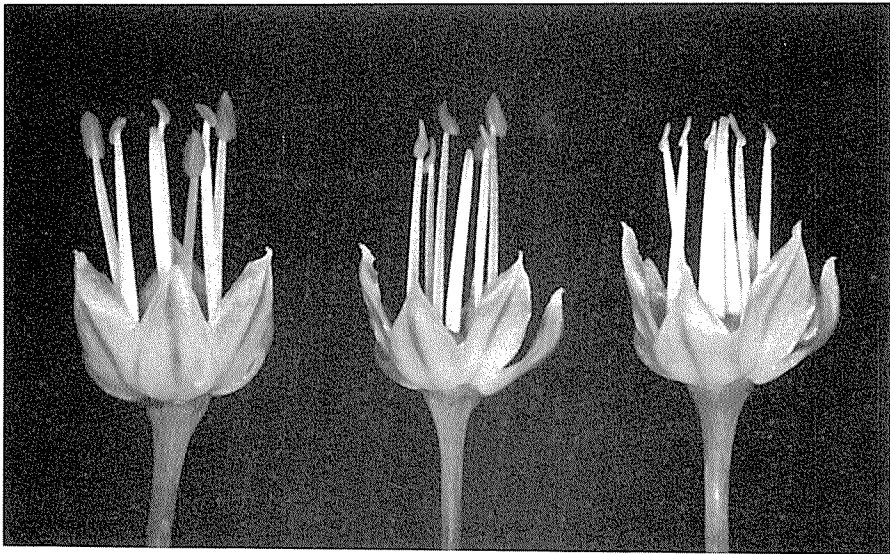


Fig. 2 Flowers of *A. wakegi*. Anthers develop entirely in the left one, partially in the center one, and do not develop at all in the right one. The perianth lobes expand more than *A. fistulosum* (Fig. 8), but not as much as *A. ascalonicum* (Fig. 5). $\times 4$.

しては、わが国では *A. fistulosum* L. var. *caespitosum* Makino^{15,22,53,66,84,101,102)}, *A. ascalonicum* L.^{26,27,37,43,69)} および *A. wakegi* Araki^{3,17,19,46)} の三つが用いられ、中国ではもっぱら *A. ascalonicum* L.^{6,7,40,82)} が用いられている。また、ワケギに対して自らが採用した学名について疑問を持つ研究者も多く、例えば、並河⁶⁶⁾ はその学名として *A. fistulosum* L. var. *caespitosum* Makino を採用しながら「従来ネギの変種として取扱われてはいるが、習性の著しく違う点から見ると或は別種とする方が良いかも知れぬ」と述べ、熊澤⁴⁴⁾ はその学名として *A. ascalonicum* L. を採用しながら「中国、台湾、本邦のものは抽苔し難く、開花せず、また草姿はやや葱に近く、古来葱と一緒に扱われる機会が多かったこともその(筆者注：中国、台湾、本邦のワケギがシャロットとかなり異なる形質や起源を持つこと)裏付けとなり、玉葱に近くそれと混同されたシャロットとかなり異なる形質や起源を持ったものと考えられる」と述べている。このように、ワケギの植物分類上の取扱いあるいは学名については多くの研究者が疑問と混乱を感じつつ今日に至っている。以上のような植物分類上の問題を解決するためにもワケギの起源の解明が必要である。

ワケギの起源の究明を行なう場合、最も有効な研究方法は細胞遺伝学的方法であると考えられる。この植物に関する細胞遺伝学的研究は古くから行なわれ、その起源に言及した報告も少なくない。まず、ワケギの染色体数の研究が平田・秋濱²⁰⁾, Morinaga and Fukushima⁶³⁾ および小野⁷⁷⁾ によって行なわれ、 $n=8$ あるいは $2n=16$ であることが報告された。ワケギの核型については、Morinaga and Fukushima⁶³⁾ が体細胞染色体組は中部動原体染色体および次中部動原体染色体で構成され、付随体を持つ染色体が1本観察されることを報告したのに始まり、Kurita^{45,48)}, 山浦¹⁰³⁾, Iwasa²⁸⁾ および Fukushima *et al.*¹⁹⁾ によって詳しい調査が行なわれた。その結果、ワケギは異型接合体であることが明らかにされた。また、Kurita⁴⁷⁾ および Iwasa²⁸⁾ によって、ワケギの減数分裂第1中期において1価染色体が多く形成されること、第1後期以後において染色体橋、遅滞染色体、染色体断片、小核の出現など種々の分裂異常が観察されることが報告され、彼らはこれらの分裂異常はこの植物の異型接合性に起因し、不稔性の原因であるとした。さらに、最近筆者の研究と平行して行なわれたワケギに関する細胞遺伝学的研究に陳⁷⁾, Vosa¹⁰⁰⁾, Adaniya *et al.*¹⁾ および岩佐ら³⁰⁾ の研究があり、これらの結果においてもワケギは異型接合体であることが確認されている。ワケギの起源については Kurita⁴⁵⁾ の報告以来雑種起源であるとする報告が多く、Kurita^{46,48)}, Iwasa²⁸⁾, 陳⁷⁾, Vosa¹⁰⁰⁾, Adaniya *et al.*¹⁾ および岩佐ら³⁰⁾ は核型分析の結果を手がかりとしてタマネギ *A. cepa* L. とネギあるいはこれらと近縁な植物をワケギの親植物として推定している。しかしながら、ワケギは雌雄性ともに完全な不稔であるために他のネギ属植物との雑種を作出することが出来ないため、ワケギの起源に関するこれまでの研究はいずれも核型分析にとどまり、ワケギのゲノム構成および成立過程が実証されるには至らなかった。したがって、これらのワケギに関する細胞遺伝学的研究の成果はこの植物を育種素材として活用する途を切り開くこともなく、また、この植物の植物分類上の取扱いに大きな影響を与えることもできなかった。

本研究はワケギの起源を細胞遺伝学的に明らかにすることを目的とし、特に、従来の研究方法の限界を超えるためにワケギの不稔性の回復を図り、交雑法によるゲノム分析によってその起源を実証しようとしたものである。本論文はこの目的のもとに筆者が1972年から1981年にかけて佐賀大学農学部において行なった研究の結果^{83,88-97)} を取りまとめたものである。

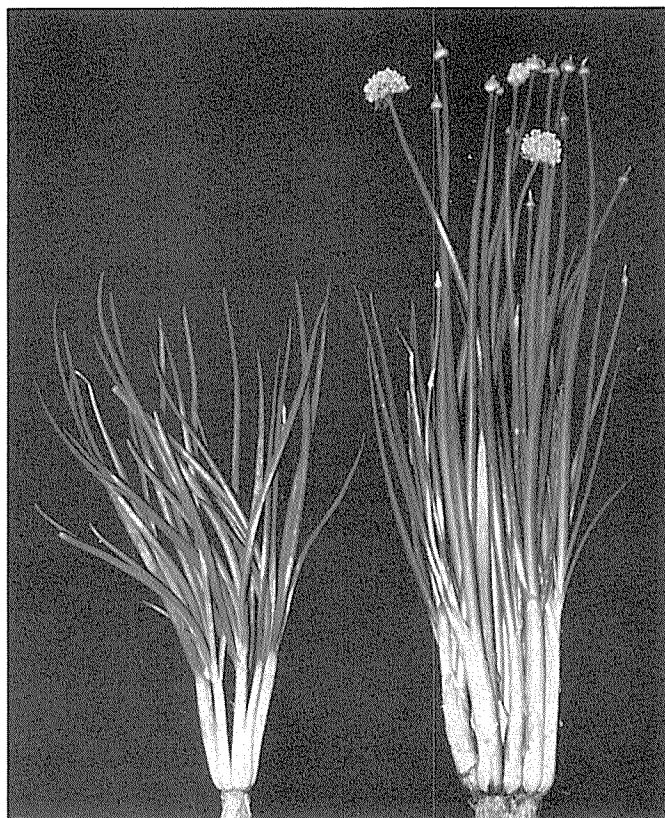


Fig. 4 Plants of *A. ascalonicum*. Left one is cultivated in the United States and right one in Thailand. $\times 1/7.5$.



Fig. 5 Typical flower of *A. ascalonicum*. The perianth expands fully at anthesis. $\times 4$.



Fig. 6 Typical mature bulb of *A. ascalonicum*. The bulb is red and rounded. $\times 1.5$.

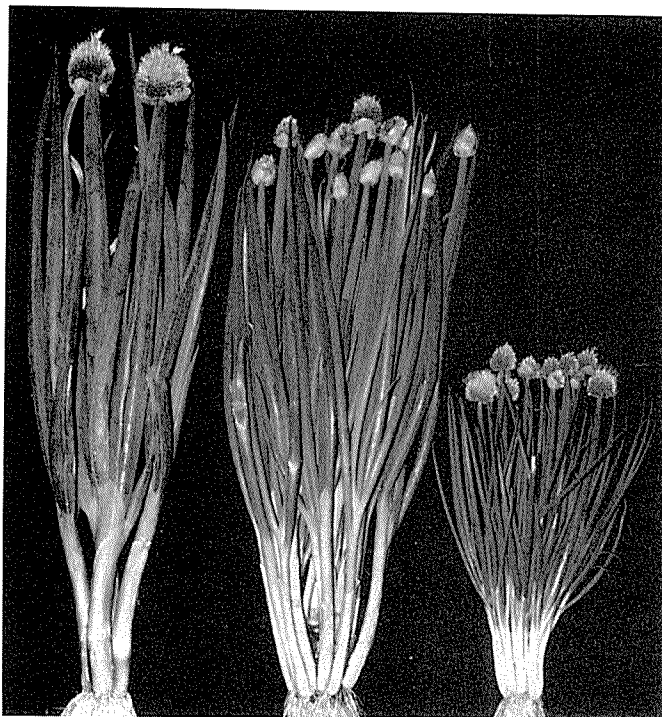


Fig. 7 Plants of *A. fistulosum*. Left, cv. Kujyo. Center and right, clones of Natsunegi type collected in Isahaya City and Omura City, respectively. $\times 1/8.5$.

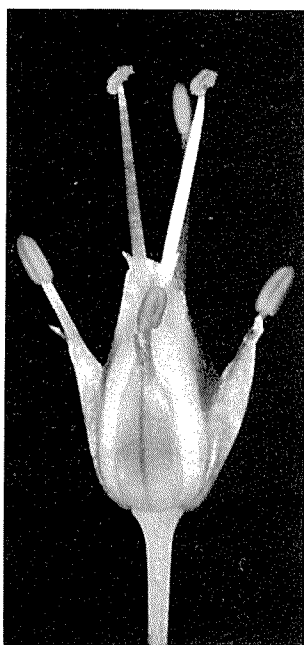


Fig. 8 Typical flower of *A. fistulosum*. The perianth remains erect, and the anthers protrude at anthesis. $\times 4$.

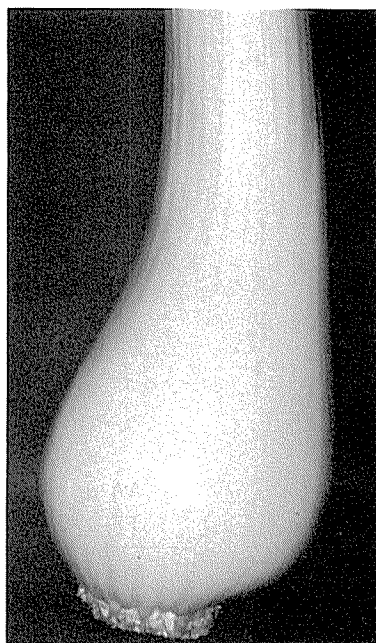


Fig. 9 Leaf sheaths of *A. fistulosum* cv. Kujyo, showing the swelling of the bases. $\times 1.5$.

第1章 ワケギの雑種性および不稔性

ワケギは, Kurita⁴⁵⁾の報告以来, 雑種性を有するとされて来たが, その核型および減数分裂における染色体行動に関するこれまでの報告は必ずしも一致しない^{1,7,19,28,30,45,47,63,100,103)}. また, ワケギはほとんど抽苔せず, まれに抽苔しても不稔であるとされて来たが^{3,23,27,28,65,76,101,102)}, その抽苔性および稔性について詳しい調査を行なった報告はない. そこで, 本章では国内外産の多くのワケギ系統を供試して, 体細胞染色体および減数分裂を観察し, ワケギの雑種性について検討するとともに, 抽苔性, 花器の発達, 花粉稔性および種子稔性の調査を行ない, ワケギの不稔性について検討した.

第1節 材料および方法

Table 1 Karyotypes of *Allium wakegi* (XY-1~22), *A. ascalonicum* (AA-1), and *A. fistulosum* (FF-1).

| Clone number | Locality | Karyotype ^{a)} |
|--------------------|------------------|-------------------------|
| XY-1 | Hiroshima, Japan | V |
| 2 | " , " | II |
| 3 | " , " | II |
| 4 | " , " | II |
| 5 | Yamaguchi, " | I |
| 6 | Saga , " | I |
| 7 | " , " | II |
| 8 | Nagasaki , " | II |
| 9 | " , " | I |
| 10 | " , " | I |
| 11 | " , " | V |
| 12 | Kumamoto, " | I |
| 13 | " , " | II |
| 14 | Korea | II |
| 15 | Nangkin , China | III |
| 16 | Shanghai , " | IV |
| 17 | " , " | IV |
| 18 | Taiwan , " | II |
| 19 | Hong Kong | II |
| 20 | Burma | II |
| 21 | " | I |
| 22 | Italy | II |
| AA-1 | Thailand | VI |
| FF-1 ^{b)} | Japan | VII |

^{a)} I $K_{(2n)} = 16 = 14V + J_1 + J_2^T$ VII $14V + 2J^T$

II $14V + J_1 + J_2^T$ ^{b)} cv. Kujo.

III $14V + J_1 + J_2^T$

IV $14V + J_1 + J_2$

V $14V + J_1 + J_2$

VI $14V + 2J^T$

Table 1 に掲げた22系統のワケギと、対照植物としてタイ産シャロットおよび九条ネギを材料として用いた。

体細胞染色体の観察は根端細胞について行なった。観察方法は、根端を0.05%コルヒチン水溶液で3時間前処理後、酢酸・アルコール混合液（1：3）で固定し、ホルゲンおしつぶし法⁷¹⁾によった。なお、染色体および核型の表記法はKurita^{45,46)}の方法に準じた。

減数分裂の観察は花粉母細胞について行ない、圃場で普通栽培を行なった株から採取した生の葯を用いた酢酸カーミンなすりつけ法⁷⁰⁾によった。

抽苔性については圃場で普通栽培を行なった栄養系の抽苔株率および株当たり花茎数を調査し

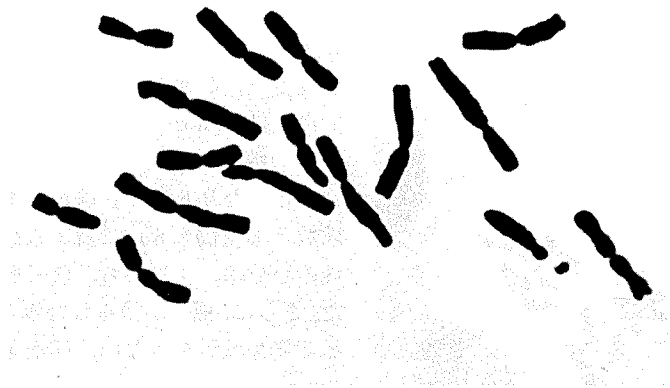


Fig. 10 Typical somatic metaphase chromosomes of *A. wakegi*. $\times 1500$.

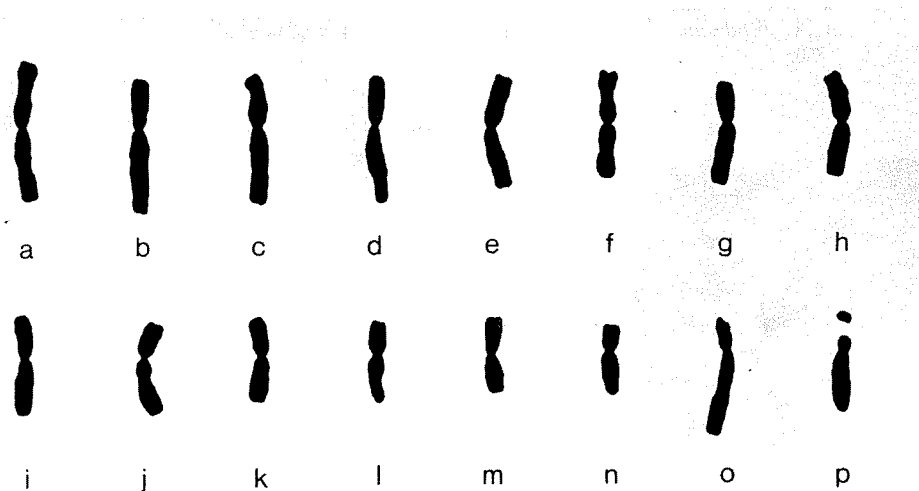


Fig. 11 Typical karyotype of *A. wakegi* (from Fig. 10). Fourteen chromosomes (a-n) are V-shaped chromosomes, and two chromosomes (o, p) J-shaped chromosomes. One J-shaped chromosome (o) has a small satellite, while the other (p) has a large satellite. $K_{(2n)} = 14V + J_1^s + J_2^l$.

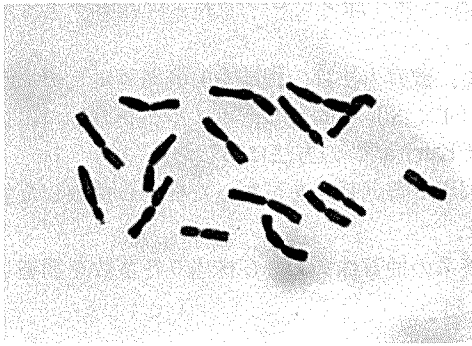


Fig. 12 Somatic metaphase chromosomes of *A. ascalonicum*. $K_{(2n)}=14V+2J^1$. $\times 850$.

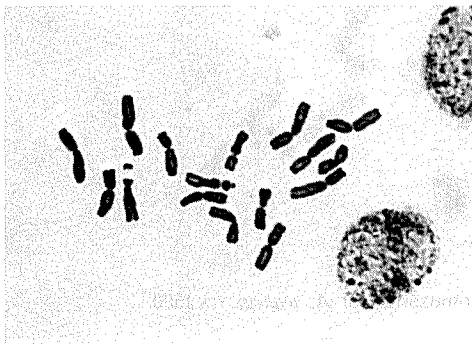


Fig. 13 Somatic metaphase chromosomes of *A. fistulosum*. $K_{(2n)}=14V+2J^1$. $\times 850$.

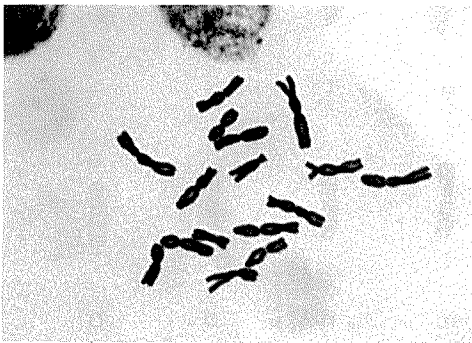


Fig. 14 Somatic metaphase chromosomes of a clone of *A. wakegi*, showing the deficiency in both satellites of J-shaped chromosome. $K_{(2n)}=14V+J_1+J_2$. $\times 850$.

た。また、花器の発達程度については、圃場で開花中の花序から開花直後で葯がまだ裂開していない小花を1系統につき100個任意に抽出し、これらの子房、花柱および葯の形態を肉眼あるいは実体顕微鏡下で観察した。

花粉稔性の調査においては、裂開直前の葯内の約1500粒の花粉を酢酸カーミンなすりつけ法で検鏡し、花粉粒の形態および染色性から判別した形態的完全花粉を稔性花粉とした。

種子稔性の調査にあたっては、各材料の花序をパラフィン紙製の袋で隔離しておき、雌蕊が成熟した小花に順次シャロットあるいはネギの新鮮な花粉を徒手により受粉した後、すべての小花の花柱が萎凋し汚染の可能性がなくなるまで再び袋で隔離した。このようにして得られた種子の数から受粉した小花に含まれる全胚珠

(小花あたり6個の胚珠が含まれるので、全胚珠数=小花数 \times 6)に対する種子を形成した胚珠の百分率、すなわち、種子形成胚珠率を求めた。さらに、種子が得られた場合には常法⁷³⁾に準じて発芽試験を行ない、種子発芽率を求めた。

第2節 実験結果

1 体細胞染色体

供試したワケギの系統はいずれも染色体数が16であり、体細胞染色体組は14本のV形染色体と2本のJ形染色体で構成されていた(Fig. 10)。V形染色体は大きさおよびくびれの位置が連続的に変化し、同形・同大の染色体は1対も観察されなかった(Fig. 11)。また、J形染色体は2本ともにCepa typeの仁染色体⁹⁹⁾であったが、両者は一見して大きさおよびくびれの位置が異なり、大きい方(Fig. 11, O染色体)はシャロットの体細胞(Fig. 12)で、小さい方(Fig. 11, P染色体)はネギの体細胞(Fig. 13)で観察されたJ形染色体に似た形態を示した。なお、J形染色体については付随体領域に関する変異が系統間で見られ(Fig. 14)、付随体の有無および大きさを特に考慮すると次の5種類の核型が区別された(Table 1)。

Table 2 Chromosome pairing and occurrence of fragments at meiotic metaphase-I in pollen mother cells (PMCs) and pollen fertility of *A. wakegi*, *A. ascalonicum*, and *A. fistulosum*.

| Clone number | Number of PMCs observed | Frequency of PMCs | | | | | | | | | | Average number of bivalents per PMC | Percentage of PMCs with fragments | Pollen fertility |
|-----------------|-------------------------------|---------------------|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|--|--|---------------------|
| | | Number of bivalents | | | | | | | | | | | | |
| | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | | | | |
| XY-1 | 60 | 9 | 12 | 24 | 11 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1.8 | 25.0 | 0 | |
| 3 | 51 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 15 | 20 | 10 | 3 | 5.9 | 7.8 | 0 | |
| 6 | 52 | 22 | 16 | 9 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.0 | 1.9 | 0 | |
| 9 | 103 | 12 | 18 | 30 | 23 | 14 | 5 | 1 | 0 | 0 | 2.3 | 12.6 | 0 | |
| 10 | 67 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 9 | 22 | 22 | 11 | 6.4 | 0 | 0 | |
| 13 | 99 | 65 | 27 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.4 | 14.1 | 0 | |
| 14 | 70 | 10 | 11 | 15 | 17 | 12 | 4 | 1 | 0 | 0 | 2.4 | 5.7 | 0 | |
| 18 | 78 | 1 | 8 | 11 | 22 | 20 | 11 | 3 | 2 | 0 | 3.4 | 1.3 | 0 | |
| 21 | 115 | 0 | 0 | 0 | 5 | 13 | 20 | 40 | 25 | 12 | 5.9 | 2.6 | 0 | |
| AA-1 | 93 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 92 | 8.0 | 0 | 86.7 | |
| FF-1 | 105 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 105 | 8.0 | 0 | 84.9 | |

$$\text{I} \quad K_{(2n)} = 14V + J_1 + J_2^I \quad (6 \text{ 系統})$$

$$\text{II} \quad 14V + J_1 + J_2^I \quad (11 \text{ 系統})$$

$$\text{III} \quad 14V + J_1 + J_2^I \quad (1 \text{ 系統})$$

$$\text{IV} \quad 14V + J_1 + J_2 \quad (2 \text{ 系統})$$

$$\text{V} \quad 14V + J_1 + J_2 \quad (2 \text{ 系統})$$

シャロットおよびネギの核型は次の式で表わされた (Fig. 12, 13, Table 1).

$$\text{VI} \quad K_{(2n)} = 14V + 2 J^I \quad (\text{シャロット})$$

$$\text{VII} \quad 14V + 2 J^I \quad (\text{ネギ})$$

2 減数分裂

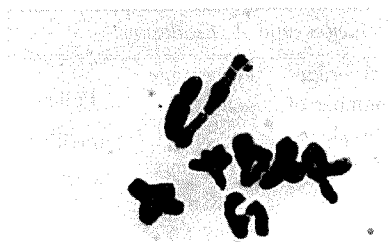
減数分裂の観察は Table 2 に示した 9 系統について行なった。花粉母細胞の第 1 分裂中期では、XY-3, XY-10 および XY-21 の一部の花粉母細胞において 8 個の 2 価染色体が観察されたが、これらの系統の残りの花粉母細胞およびその他の系統のすべての花粉母細胞においては 2 価染色体のみならず種々の数の 1 価染色体が観察された (Fig. 15~19)。なお、観察された 2 価染色体はすべて異形対であり、これらの過半数は 1 個所でキアズマを形成し、ほとんどのキアズマは端部あるいは次端部に位置していた (Fig. 15~18)。また、2 本の J 形染色体間で 2 価染色体が形成されている花粉母細胞がしばしば観察された (Fig. 15, 16, 18)。

Table 2 に示したように、2 価染色体の数は花粉母細胞間で大きな差が見られた。また、2 価染色体の数の変異は系統により大きく異なり、2 価染色体の数の平均も系統間差が著しく、0.4 から 6.4 まで変化した。

多価染色体については XY-13 の 1 個の花粉母細胞において 1 個の 3 価染色体が観察されたのみであった。

XY-10 を除くすべての系統で第 1 分裂中期において少数の染色体断片を有する花粉母細胞が観察され (Fig. 17, 19)、その頻度は系統によって異なり、0 から 25% であった (Table 2)。

供試したすべての系統の多くの花粉母細胞では、染色体橋、遅滞染色体および染色体断片が第 1 分裂後期において観察され、また、小核が第 1 分裂終期において観察された (Fig. 20,



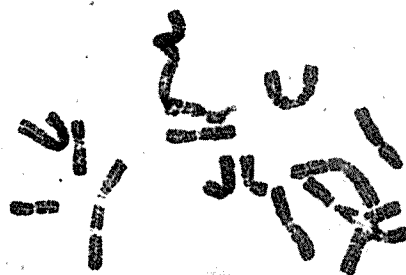
15



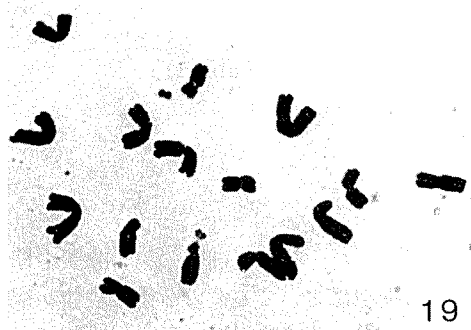
16



17



18



19

Fig. 15-19 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in PMCs of *A. wakegi*. Fig. 15, 8_{II} . Fig. 16, $7_{II}+2_I$. Fig. 17, $3_{II}+10_I+1_I$. Fig. 18, $2_{II}+12_I$. Fig. 19, 16_I+1_I . $\times 1000$.

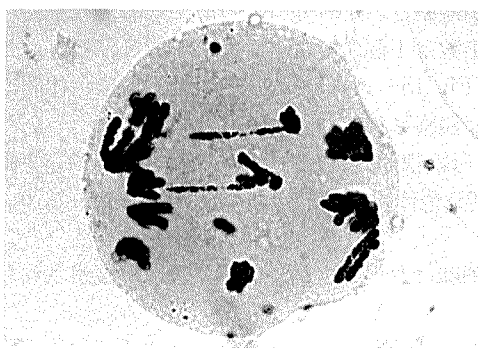


Fig. 20 Chromosome bridges, lagging chromosomes, and fragments at meiotic anaphase-I in a PMC of *A. wakegi*. $\times 1000$.

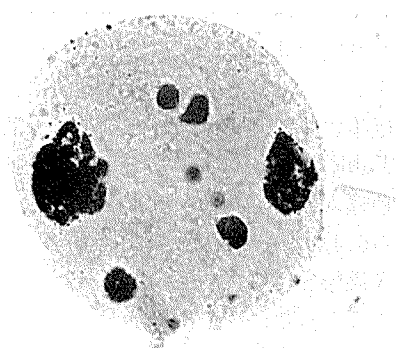


Fig. 21 Micronuclei at meiotic telophase-I in a PMC of *A. wakegi*. $\times 1000$.

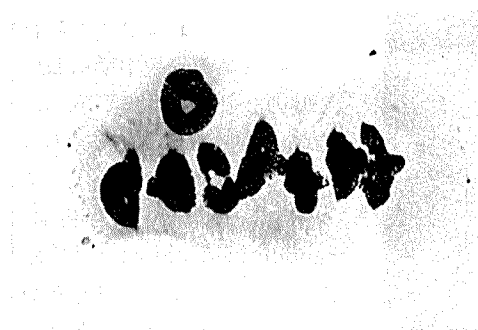


Fig. 22 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in a PMC of *A. ascalonicum*. Bivalents form randomized chiasmata. 8 μ . $\times 850$.

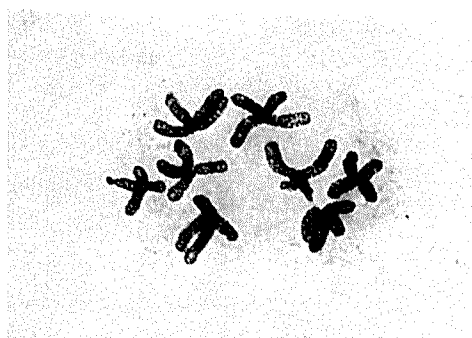


Fig. 23 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in a PMC of *A. fistulosum*. Bivalents form typical localized chiasmata. 8 μ . $\times 850$.

Table 3 Bolting and anther development in *A. wakegi*, *A. ascalonicum*, and *A. fistulosum*.

| Clone number | Percentage of plants that bolted | Average number of flower stalks per plant | Average number of anthers per flower | | | |
|--------------|----------------------------------|---|--------------------------------------|-----------|------------|-------|
| | | | Anther development ^{a)} | | | Total |
| | | | Entirely | Partially | Not at all | |
| XY-1 | 87.5 | 3.3 | 0 | 4.6 | 1.4 | 6.0 |
| 2 | 0 | 0 | — | — | — | — |
| 3 | 65.2 | 1.1 | 1.4 | 4.1 | 0.5 | 6.0 |
| 4 | 0 | 0 | — | — | — | — |
| 5 | 87.5 | 4.0 | 0 | 0.5 | 5.5 | 6.0 |
| 6 | 87.5 | 4.0 | 0 | 4.9 | 1.1 | 6.0 |
| 7 | 100 | 11.2 | 0 | 0 | 6.0 | 6.0 |
| 8 | 0 | 0 | — | — | — | — |
| 9 | 82.6 | 2.8 | 0 | 2.3 | 3.7 | 6.0 |
| 10 | 91.3 | 4.6 | 0 | 3.3 | 2.7 | 6.0 |
| 11 | 0 | 0 | — | — | — | — |
| 12 | 70.8 | 1.6 | 0 | 0.2 | 5.8 | 6.0 |
| 13 | 52.6 | 0.6 | 0.4 | 3.6 | 2.0 | 6.0 |
| 14 | 100 | 10.6 | 3.2 | 2.2 | 0.6 | 6.0 |
| 15 | 0 | 0 | — | — | — | — |
| 16 | 3.1 | 0.03 | 0 | 0 | 6.0 | 6.0 |
| 17 | 22.6 | 0.3 | 0 | 0 | 6.0 | 6.0 |
| 18 | 66.7 | 2.7 | 0 | 4.6 | 1.4 | 6.0 |
| 19 | 0 | 0 | — | — | — | — |
| 20 | 0 | 0 | — | — | — | — |
| 21 | 41.7 | 0.4 | 4.5 | 1.3 | 0.2 | 6.0 |
| 22 | 0 | 0 | — | — | — | — |
| AA-1 | 100 | — | 6.0 | 0 | 0 | 6.0 |
| FF-1 | 100 | — | 6.0 | 0 | 0 | 6.0 |

^{a)} See Fig. 2.



Fig. 24 Thick flower stalks of a clone of *A. wakegi*, XY-7.

系統群(XY-2, XY-4, XY-8, XY-11, XY-15, XY-19, XY-20, XY-22)に分けられた (Table 3). また, 1株あたりの花茎数も系統間に大きな差異が見られた (Fig. 24, Table 3).

抽苔した14系統について花器の発達程度を調査した結果, 雌蕊に関しては顕著な異常は認められなかったが, 雄蕊に関しては顕著な異常が観察された. すなわち, 調査したすべての系統において葯の發育不全が観察された (Fig. 2, Table 3). 葯の發育不全の程度は系統により異なっていたが, 特に, XY-5, XY-7, XY-12, XY-16およびXY-17の葯は花粉のうを分化せず, 花粉粒をまったく生産しなかった (Fig. 2, Table 3).

シャロットおよびネギはすべての株が抽苔し, 花器の発達も良かった (Fig. 5, 8, Table 3).

4 花粉稔性および種子稔性

Table 2 に示した9系統について花粉を観察した結果, いずれの系統においても稔性花粉は観察されなかった (Fig. 25).

Table 4 に示した7系統にシャロットあるいはネギの花粉を交配した結果, いずれの系統においても種子を得ることはできなかった.

シャロットおよびネギは高い花粉稔性を有し, 自家受粉で多くの発芽能力を持つ種子を形成した (Fig. 26, 27, Table 2, 4).

21).

シャロットおよびネギの花粉母細胞は第1分裂中期において8個の2価染色体を形成し, その後の分裂過程も正常であった (Fig. 22, 23, Table 2). なお, シャロットの2価染色体は randomized chiasma^{14,52)}を形成し, キアズマの末端化が見られたが, ネギの2価染色体は動原体近傍で localized chiasma^{13,50)}を形成した (Fig. 22, 23).

3 抽苔性および花器の発達

ワケギの抽苔性については系統間差が大きく, 大部分の株が抽苔した系統群 (XY-1, XY-5, XY-6, XY-7, XY-9, XY-10, XY-14), 一部の株のみが抽苔した系統群 (XY-3, XY-12, XY-13, XY-16, XY-17, XY-18, XY-21)

およびまったく抽苔しなかった

第3節 考察

1 ワケギの雑種性

ワケギの体細胞染色体組はいずれの系統でも14本のV形染色体と2本のJ形染色体で構成され、基本数が8である2倍性を示したが、その中には同形・同大の染色体は1対も観察されなかった。さらに、減数分裂第1中期において1価染色体が多く出現し、2価染色体はすべて異形対でありキアズマ形成が不安定であったことから、ワケギの体細胞染色体組の中には相同染色体は1対も含まれていないと考えられる。したがって、これまでの報告^{1,7,19,28,30,45~48,100,103}と同様、ワケギが雑種性を有することは明らかである。

一方、花粉母細胞の減数分裂第1中期で観察された異形2価染色体は、2本のJ形染色体間でしばしば対合が観察されたことから推察されるように、機会的な組合せで形成されるのではなくて互いに部分相同性を有する特定の染色体間、すなわち、同祖染色体間で形成されると考えられる。

以上のことを考え合わせると、ワケギは、互いに核型の分化はかなり進行しているがある程度の部分相同性を保持している同祖的な二つのゲノムを持つ、異質2倍体であると結論されよう。

2 ワケギの祖先種の推定

本研究で調査を行なった22系統のワケギの中の6系統が $K_{(2n)} = 14V + J_1^1 + J_2^2$ の式で表わされる核型を示し、その他の系統はこの核型から二つの付随体(tおよびT)の一方あるいは両方を除いた核型を示した。しかし、付随体に関する変異以外には核型上の顕著な変異はワケギの系統間で観察されなかった。したがって、ワケギは核型上雑多な植物ではないと考えられる。そこで、

$K_{(2n)} = 14V + J_1^1 + J_2^2$ の式で表わされる核型をワケギの基準となる核型と考え、前項の結論を合わせて考えると、ワケギの核型は $7V + J^1$ と $7V + J^2$ の二つの基本核型が合成されたもの

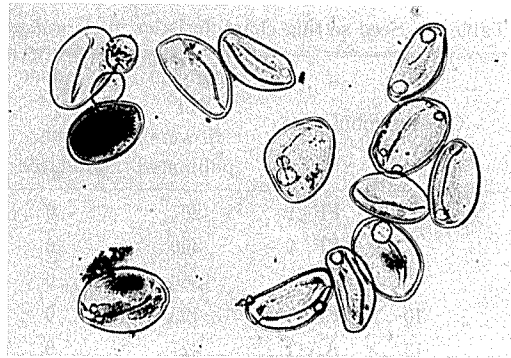


Fig. 25 Pollen grains of *A. wakegi*. Most of them contain no protoplasm, and all of them are sterile. $\times 350$.

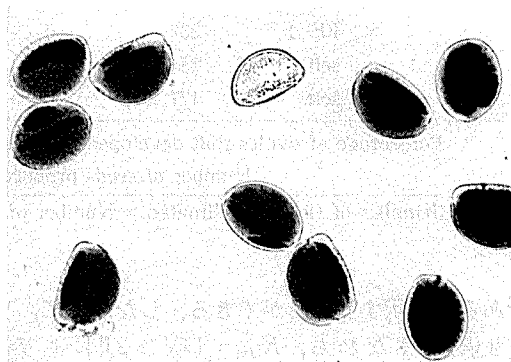


Fig. 26 Pollen grains of *A. ascalonicum*. Most of them are fertile. $\times 350$.

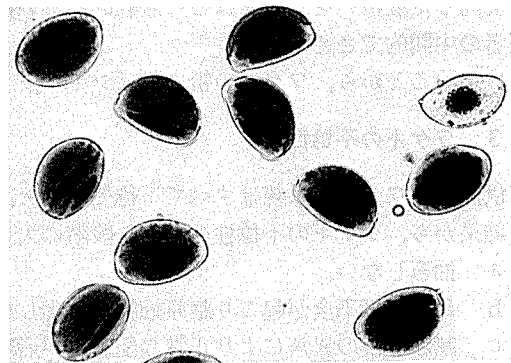


Fig. 27 Pollen grains of *A. fistulosum*. Most of them are fertile. $\times 350$.

Table 4 Seed setting characteristics in *A. wakegi*, *A. ascalonicum*, and *A. fistulosum*.

| Cross combination | | | Number of flowers pollinated | Number of seeds produced | Percentage of ^{a)} ovules that developed into seeds | Number of seeds that germinated | Percentage of seeds that germinated |
|-------------------|------|------|------------------------------|--------------------------|--|---------------------------------|-------------------------------------|
| XY-1 | × | FF-1 | 297 | 0 | 0 | — | — |
| 5 | × | FF-1 | 490 | 0 | 0 | — | — |
| 7 | × | FF-1 | 360 | 0 | 0 | — | — |
| 10 | × | FF-1 | 195 | 0 | 0 | — | — |
| 13 | × | AA-1 | 427 | 0 | 0 | — | — |
| | × | FF-1 | 793 | 0 | 0 | — | — |
| 14 | × | AA-1 | 434 | 0 | 0 | — | — |
| | × | FF-1 | 314 | 0 | 0 | — | — |
| 21 | × | AA-1 | 420 | 0 | 0 | — | — |
| | × | FF-1 | 332 | 0 | 0 | — | — |
| AA-1 | self | | 251 | 316 | 21.0 | 275 | 87.0 |
| FF-1 | self | | 177 | 303 | 28.5 | 303 | 100 |

^{a)} Percentage of ovules that developed into seeds

$$= \frac{\text{Number of seeds produced}}{\text{Number of flowers pollinated} \times \text{Number of ovules per flower (6)}} \times 100$$

であると解釈することができる。したがって、ワケギの祖先種はこれらの基本核型を有する同質2倍体、すなわち、 $K_{(2n)} = 14V + 2J^1$ および $14V + 2J^T$ の式で表わされる核型をそれぞれ有する二つの植物であると推論される。

ところで、本研究でワケギの対照植物として供試したシャロットは前者に該当する核型を示し、ネギは後者に該当する核型を示した。また、緒論で述べたように、これらの植物はワケギと混同した取扱いを受けるほどに形態的あるいは生態的類似性を有しており、ワケギの形態は両者の中間的でさえある。

以上のことから、ワケギの祖先種はシャロットおよびネギであると推定される。

3 ワケギの不稔性

供試したワケギの系統はすべて不稔であった。抽苔性、花器の発達および減数分裂を調査した結果から、ワケギの不稔性は次の3段階に大きく分けることができる。

a 抽苔しない。

b 葯の發育不全が起こり胞原細胞が分化しない。

c 減数分裂の異常により正常な配偶子が形成されない。

c はワケギが異質2倍体であることに起因する染色体的不稔性であると考えられる。a および b を引き起こす遺伝的要因が何であるかを本章の実験結果から明らかにすることはできないが、b の原因については第6章で再び検討を行なう。

第2章 染色体倍加によるワケギの稔性回復

第1章においてワケギは雑種起源の植物であり、シャロットおよびネギがその祖先種である可能性が大きいことが推論された。そこで、ワケギの構成ゲノム（仮にXおよびYで表わす）とシャロットのゲノム（Aで表わす）およびネギのゲノム（Fで表わす）との相同性の検討が次の課題である。一般に、ゲノムの相同性の実証方法として最も有効であるのは交雑法によるゲノム分析³⁸⁾であるが、第1章で明らかにしたように、ワケギは完全な不稔性を有し、これとシャロットあるいはネギを交雑することはできない。ところで、ワケギが異質2倍体であるとすれば、ワケギの中の良く抽苔する系統は染色体倍加によって稔性を回復する可能性を持っているものと考えられる。このようなワケギ系統の染色体倍加株を交配親として用いればシャロットあるいはネギとの雑種の作出が可能であろう。

以上のような観点からワケギの染色体倍加を試みた。染色体倍加法として一般に用いられているのはコルヒチン処理法⁷²⁾であるが、ワケギは不稔であるので種子処理ができないうえに、植物体処理もその構造上茎頂にコルヒチンを効果的に作用させることは非常に困難である。そこで、ワケギの染色体倍加法として次の二つの方法を試みた。

a ワケギの葉原基を2, 4-Dを添加したMS培地⁶⁴⁾で培養することによりカルスを形成

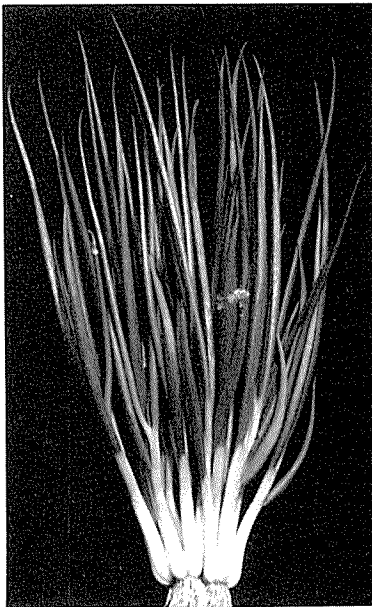


Fig. 28 Plant of the tetraploid *A. wakegi*.
×1/7.

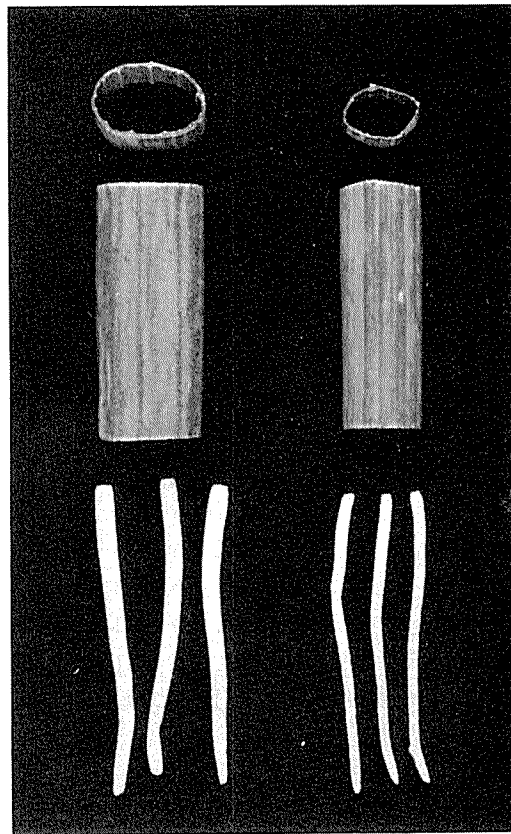


Fig. 29 Parts of leaf blades and roots of the tetraploid and diploid *A. wakegi*. Left, tetraploid. Right, diploid. ×1.2.

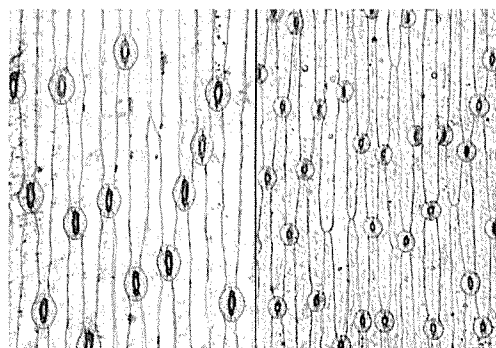


Fig. 30 Stomata of the tetraploid and diploid *A. wakegi*. The stomata of the tetraploid (left) are significantly larger than those of the diploid (right). $\times 350$.

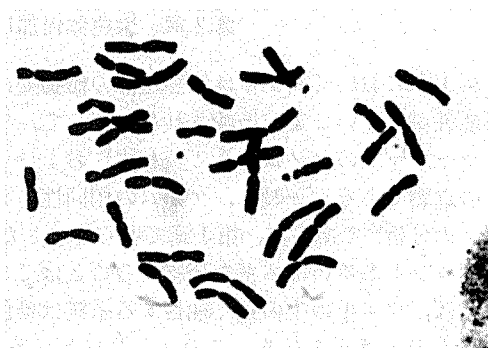


Fig. 31 Somatic metaphase chromosomes of the tetraploid *A. wakegi*. $K_{(2n)} = 28V + 2J_1 + 2J_2^T = 2(14V + J_1 + J_2^T)$. $\times 850$.

させ、このカルスを2, 4-Dを添加しない同培地へ移植することにより再分化させた個体の中から倍数体を見出す方法⁸³⁾。

b コルヒチンを添加したMS培地でワケギの茎頂を培養する方法⁸⁸⁾。

その結果、3系統のワケギの染色体が倍加された。すなわち、aの方法でXY-13の染色体倍加系統が得られ、bの方法でYX-14およびXY-21の染色体倍加系統が得られた (Fig. 28~31)。

本章ではこれらの4倍性ワケギについて減数分裂の観察および稔性の調査を行なった結果について述べる。

第1節 材料および方法

材料としてワケギの系統XY-13の染色体倍加系統を3系統 (XXYY-13-(1), XXYY-13-(2), XXYY-13-(3)), XY-14およびXY-21の染色体倍加系統をそれぞれ1系統 (XXYY-14, XXYY-21) 供試した。なお、これらの材料の核型は次のとおりであった (Fig. 31)。

$$XXYY-13-(1): K_{(2n)} = 28V + 2J_1 + 2J_2^T$$

$$XXYY-13-(2): //$$

$$XXYY-13-(3): //$$

$$XXYY-14: //$$

$$XXYY-21: K_{(2n)} = 28V + 2J_1 + 2J_2^T$$

減数分裂の観察方法および稔性の調査方法は第1章に準じた。

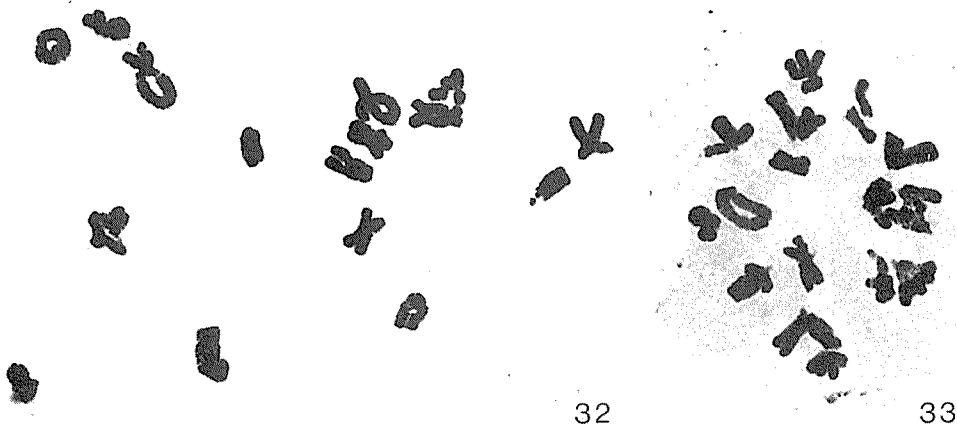
第2節 実験結果

1 減数分裂

いずれの系統でも観察した花粉母細胞の90%以上が第1分裂中期において 16_{II} の対合型を示

Table 5 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in PMCs and pollen fertility of tetraploid *A. wakegi*.

| Clone number | Number of PMCs observed | Frequency of PMCs | | | | Pollen fertility (%) |
|-----------------|-------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|------------------|------------------------------------|----------------------------|
| | | Chromosome pairing | | | | |
| | | 14 _{II} + 4 _I | 15 _{II} + 2 _I | 16 _{II} | 1 _{IV} + 14 _{II} | |
| XXYY-13-(1) | 80(100) | 1(1.3) | 5(6.3) | 74(92.5) | 0(0) | 0 |
| XXYY-13-(2) | 109(100) | 0(0) | 7(6.4) | 102(93.6) | 0(0) | 0 |
| XXYY-13-(3) | 84(100) | 1(1.2) | 5(6.0) | 77(91.7) | 1(1.2) | 0 |
| XXYY-14 | 102(100) | 0(0) | 6(5.9) | 96(94.1) | 0(0) | 0 |
| XXYY-21 | 100(100) | 2(2.0) | 4(4.0) | 93(93.0) | 1(1.0) | 0 |
| Average | — (100) | — (0.9) | — (5.7) | — (93.0) | — (0.4) | 0 |

Fig. 32-33 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in PMCs of the tetraploid *A. wakegi*. Fig. 32, 16_{II} . Fig. 33, $15_{II} + 2_I$. $\times 850$.

し、残りの花粉母細胞では $14_{II} + 4_I$ 、 $15_{II} + 2_I$ あるいは $1_{IV} + 14_{II}$ の対合型が観察された (Table 5). 2 価染色体の対合は正常であり、異形対や染色体断片は観察されなかった (Fig. 32). また、花粉母細胞あたり16個の2 価染色体の中の4～8個では localized chiasma が観察され、残りの2 価染色体では randomized chiasma が観察された (Fig. 32). なお、1 価染色体が観察された場合にはこれらは2個ずつ近接した位置をとる場合が多かった (Fig. 33).

いずれの系統でも一部の花粉母細胞の第1分裂後期において染色体橋あるいは遅滞染色体が、第1分裂終期において小核が観察されたが、多くの花粉母細胞は減数分裂の結果形態的に完全な小胞子を形成した (Fig. 34, 35).

2 花粉稔性および種子稔性

前項で述べたように、いずれの系統でも多くの形態的に完全な小胞子が形成されたにもかかわらず、これらの小胞子はその後花粉核分裂を行わず、開花を待たずしてその原形質はほとんど崩壊してしまった (Fig. 36). したがって、いずれの系統も完全な花粉不稔であった (Fig. 37, Table 5).

いずれの系統も花粉不稔であったので自殖種子稔性はなかったが、シャロットあるいはネギ



Fig. 34 Meiiotic telophase-II in a PMC of the tetraploid *A. wakegi*, showing that the first and second meiotic divisions have proceeded regularly. $\times 850$.

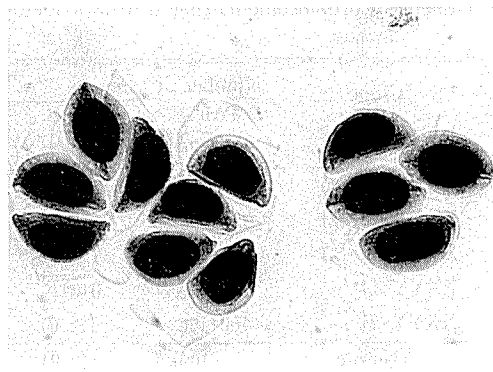


Fig. 35 Microspores of the tetraploid *A. wakegi*. All of them show normal condition. $\times 350$.



Fig. 36 Microspores of the tetraploid *A. wakegi*, showing the degeneration of the protoplasm. $\times 850$.

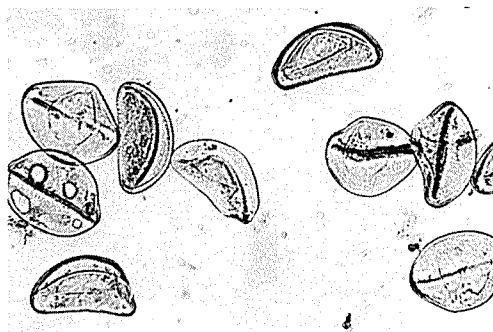


Fig. 37 Pollen grains of the tetraploid *A. wakegi*. All of them contain no protoplasm and are sterile. $\times 350$.

Table 6 Seed setting characteristics in tetraploid *A. wakegi*.

| Cross combination | Number of flowers pollinated | Number of seeds produced | Percentage of ovules that developed into seeds | Number of seeds that germinated | Percentage of seeds that germinated |
|---------------------------|------------------------------------|--------------------------------|---|---------------------------------------|---|
| XXYY-13-(1) \times AA-1 | 2677 | 230 | 1.4 | 48 | 20.9 |
| \times FF-1 | 1994 | 141 | 1.2 | 68 | 48.2 |
| XXYY-13-(2) \times AA-1 | 474 | 39 | 1.4 | 14 | 35.9 |
| \times FF-1 | 1185 | 29 | 0.4 | 13 | 44.8 |
| XXYY-13-(3) \times AA-1 | 168 | 27 | 2.7 | 11 | 40.7 |
| \times FF-1 | 781 | 47 | 1.0 | 24 | 51.1 |
| XXYY-14 \times AA-1 | 329 | 180 | 9.1 | 95 | 52.8 |
| \times FF-1 | 344 | 208 | 10.1 | 94 | 45.2 |
| XXYY-21 \times AA-1 | 85 | 76 | 14.9 | 43 | 56.6 |
| \times FF-1 | 87 | 73 | 14.0 | 60 | 82.2 |

の花粉を人工受粉した場合の交雑種子稔性はあった。交雑種子稔性は系統間で大きな差異があり、特に、種子形成胚珠率については、 $XXYY-13-(1)$ 、 $XXYY-13-(2)$ および $XXYY-13-(3)$ では3%以下であったのに対して、 $XXYY-14$ および $XXYY-21$ ではそれぞれ9~10%、14~15%であった(Table 6)。 $XXYY-13-(1)$ および $XXYY-21$ においてネギを花粉親に用いた場合がシャロットを花粉親に用いた場合より種子発芽率が高かったのを除けば、花粉親の違いによる交雑種子稔性の差異は顕著でなかった。

第3節 考 察

第1章で示したワケギの減数分裂の異常は染色体倍加によってほぼ完全に回復した。したがって、ワケギの減数分裂の異常はその異質2倍性に起因するものであることがいっそう明らかとなった。

ところが、ワケギの不稔性は染色体倍加によっては部分的にしか回復しなかった。すなわち、種子稔性のみが部分的に回復し、花粉稔性はまったく回復しなかった。本章の実験結果から4倍性ワケギの部分不稔の原因を明らかにすることはできないが、前述のように4倍性ワケギの減数分裂は正常に行なわれることから、その部分不稔は染色体的不稔性によるものではないことは明らかである。なお、4倍性ワケギの部分不稔については第4章の考察において再び言及する。

染色体倍加によるワケギの種子稔性回復の程度については系統間差が見られ、 $XY-13$ のそれは $XY-14$ および $XY-21$ のそれらより著しく低かった。この点に関してまず考えられるのは染色体倍加の方法との関連である。すなわち、 $XY-13$ の染色体倍加系統はいずれもカルスを經由して得られているので、これらは染色体倍加のみならず他の突然変異をも併発している可能性がある。しかしながら、 $XY-13$ の三つの染色体倍加系統は互いに異なるカルスに由来したにもかかわらず、種子稔性はほぼ同じであった。したがって、 $XY-13$ の染色体倍加系統の種子稔性が低い原因は培養による突然変異にあるのではなくて、染色体倍加以前にすでに存在していたと考えられる。なお、染色体倍加による稔性回復についてワケギの系統間で差異が見られたことから、さらに他の多くの系統の染色体倍加を行なうことによって、より種子稔性が高い系統あるいは花粉稔性がある系統が作出される可能性がある。

染色体倍加によりワケギの種子稔性が回復し、4倍性ワケギとシャロットの雑種および4倍性ワケギとネギの雑種が作出されたことから、シャロットおよびネギを分析種とするワケギのゲノム分析が可能となったと言えよう。

第3章 ワケギのゲノム分析

—シャロットおよびネギを分析種とするゲノム分析—

第2章で述べた交配実験において得られた4倍性ワケギとシャロットの雑種および4倍性ワケギとネギの雑種について体細胞染色体および減数分裂を観察し、ワケギの構成ゲノム(X , Y)とシャロットのゲノム(A)およびネギのゲノム(F)との相同性を検討した。

第1節 材料および方法

材料としてワケギの系統 $XY-13$ の染色体倍加系統とタイ産シャロットおよび九条ネギとの

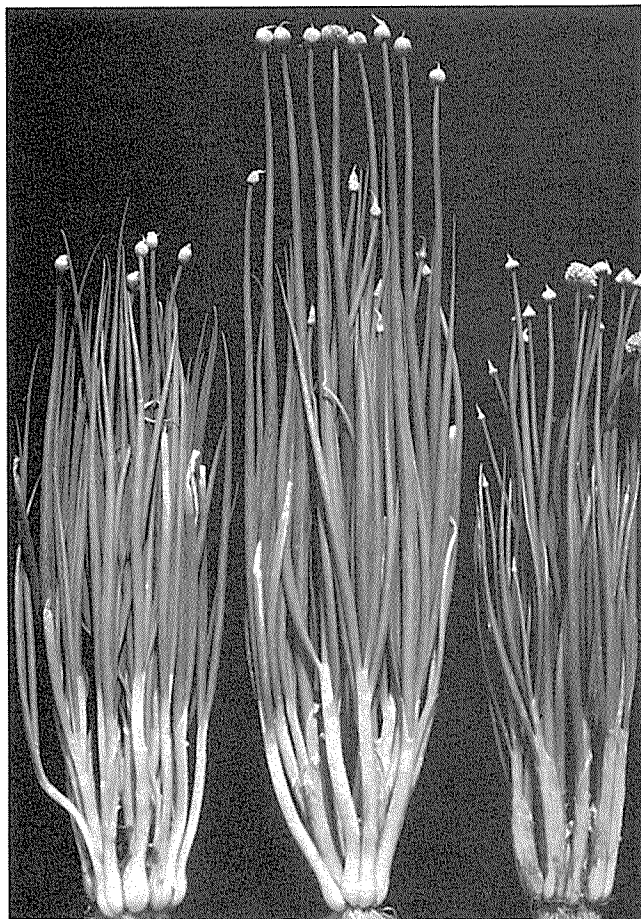


Fig. 38

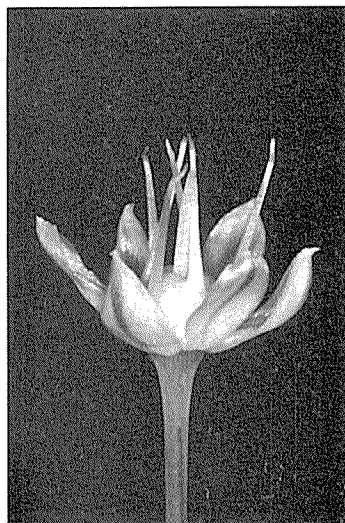


Fig. 39

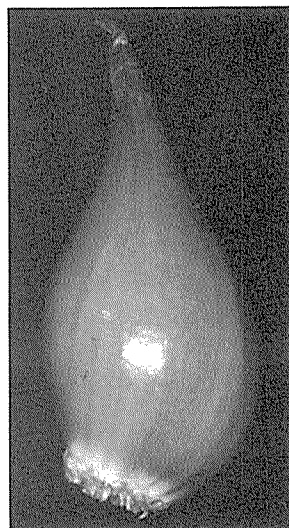


Fig. 40

Fig. 38 Plants of the tetraploid *A. wakegi* (left), *A. ascalonicum* (right), and their triploid hybrid (center) at the time of flower stalk development. $\times 1/8.5$.

Fig. 39 Typical flower of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. ascalonicum*). Anthers do not develop at all. The perianth lobes expand more than *A. wakegi* (Fig. 2), but not as much as *A. ascalonicum* (Fig. 5). $\times 4$.

Fig. 40 Typical mature bulb of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. ascalonicum*). $\times 1.5$.

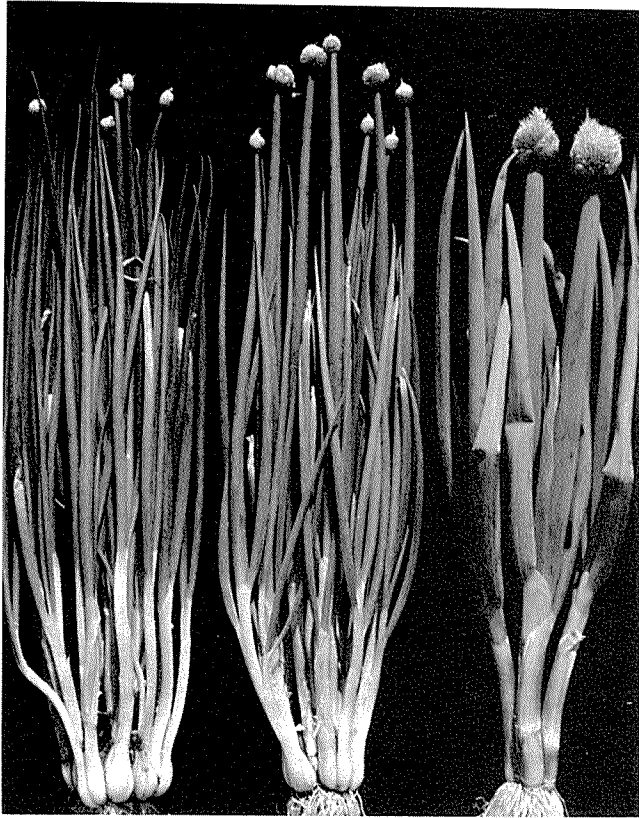


Fig. 41

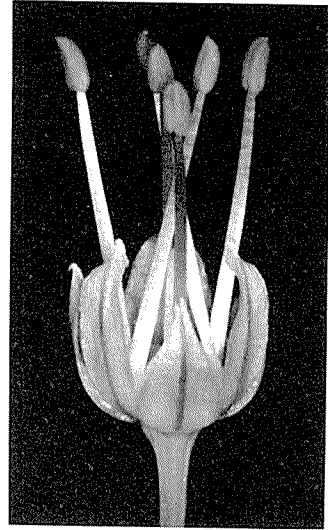


Fig. 42



Fig. 43

Fig. 41 Plants of the tetraploid *A. wakegi* (left), *A. fistulosum* (right), and their triploid hybrid (center). $\times 1/8$.

Fig. 42 Typical flower of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. fistulosum*). It bears plump anthers. The perianth lobes expand more than *A. fistulosum* (Fig. 8), but not as much as *A. wakegi* (Fig. 2). $\times 4$.

Fig. 43 Typical bulb of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. fistulosum*). $\times 1.5$.

雑種を供試した。なお、4倍性ワケギとシャロットおよびネギとの雑種の中には正3倍体($2n=24$)のみならず異数体も含まれていたが⁸⁹⁾、本章の実験材料としては正3倍体のみを供試した (Fig. 38~43)。

体細胞染色体および減数分裂の観察は第1章に準じて行なった。

第2節 実験結果

4倍性ワケギとシャロットおよびネギとの雑種はともにやや雑種強勢を示したが、形態に関する多くの形質について両親の中間的表現をとった (Fig. 38~43)。なお、4倍性ワケギとシャロットの雑種では葯の発育不全が見られ、減数分裂の観察が可能な程度に花粉のうが発達することは非常にまれであった (Fig. 39)。

1 体細胞染色体

4倍性ワケギとシャロットおよびネギとの雑種の体細胞染色体組はともに21本のV形染色体と3本のJ形染色体で構成されていたが (Fig. 44, 46)、両者の染色体構成の詳細は異なっていた。すなわち、4倍性ワケギとシャロットの雑種ではV形染色体の中の比較的大型の14体が2本ずつほぼ同形・同大で形態上7組の対をなしていた。また、J形染色体は大型2本と小型1本が容易に区別され、大型2本は付随体の有無を除けば互いに同形・同大で対をなしていた (Fig. 45)。したがって、この植物の核型は次の式で表わされた。

$$K_{(2n)} = 21V + J_1^1 + J_1 + J_2^1 = 2(7V + J_1^{(u)}) + (7V + J_2^1)$$

一方、4倍性ワケギとネギの雑種ではV形染色体の中の比較的小型の14本が2本ずつほぼ同形・同大で形態上7組の対をなしていた。また、J形染色体は大型1本と小型2本が容易に区別され、小型2本は付随体も含めて互いに同形・同大で対をなしていた (Fig. 47)。したがって、この植物の核型は次の式で表わされた。

$$K_{(2n)} = 21V + J_1 + 2J_2^1 = (7V + J_1) + 2(7V + J_2^1)$$

2 減数分裂

4倍性ワケギとシャロットの雑種では観察した花粉母細胞のすべてが第1分裂中期において $8_{II} + 8_I$ の対合型を示した (Table 7)。2価染色体は異形対ではなくて対合も正常であった (Fig. 48)。また、2価染色体はすべて randomized chiasma を有していた。さらに、2価染色体を形成した染色体は1価染色体より概して大型であり、2本の大型のJ形染色体は常に互いに対合して2価染色体として観察され、小型のJ形染色体は常に1価染色体として観察された。

Table 7 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in PMCs of triploid hybrids from tetraploid *A. wakegi*.

| Plant number | Parental combination | Number of PMCs observed | Frequency of PMCs | | |
|--------------|----------------------|-------------------------|--------------------|----------------|--------------------------|
| | | | Chromosome pairing | | |
| | | | $7_{II} + 10_I$ | $8_{II} + 8_I$ | $1_{III} + 7_{II} + 7_I$ |
| XYA-3 | XXYY-13-(3) × AA-1 | 106(100) | 0(0) | 106(100) | 0(0) |
| XYF-1 | XXYY-13-(1) × FF-1 | 118(100) | 3(2.5) | 104(88.1) | 11(9.3) |
| XYF-2 | XXYY-13-(2) × FF-1 | 148(100) | 0(0) | 134(90.5) | 14(9.5) |
| XYF-3 | XXYY-13-(3) × FF-1 | 109(100) | 0(0) | 105(96.3) | 4(3.7) |



Fig. 44 Somatic metaphase chromosomes of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* × *A. ascalonicum*). ×1500.

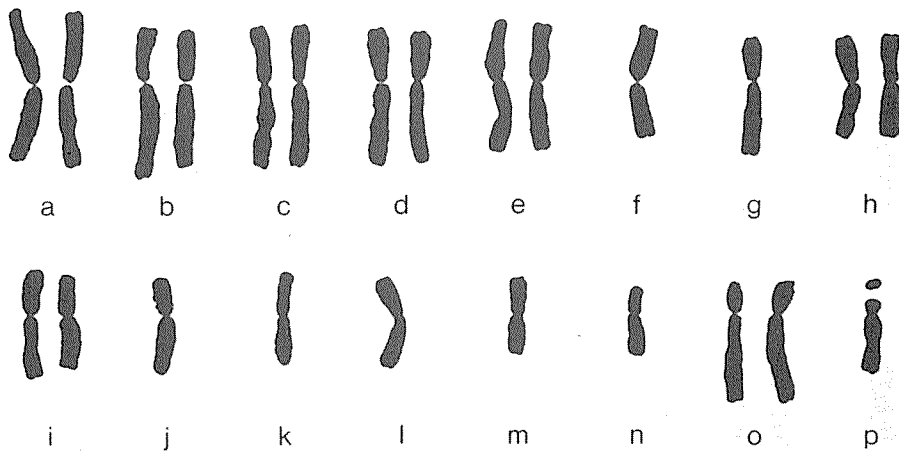


Fig. 45 Karyotype of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* × *A. ascalonicum*) (from Fig. 44). $K_{(2m)} = 21V + J_1^I + J_1 + J_2^I = 2(7V + J_1^I) + (7V + J_2^I)$.

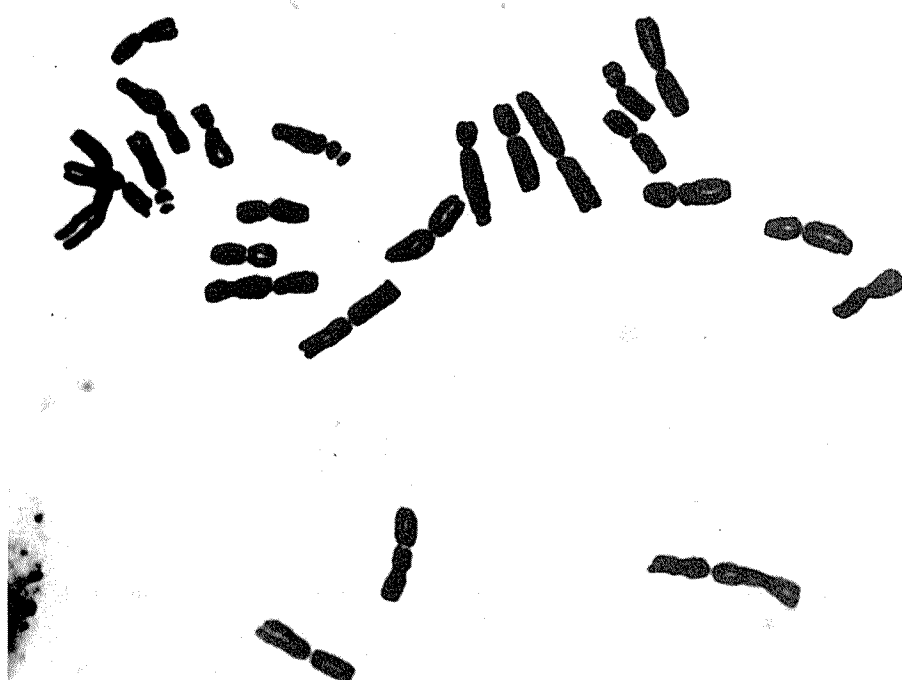


Fig. 46 Somatic metaphase chromosomes of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. fistulosum*). $\times 1500$.

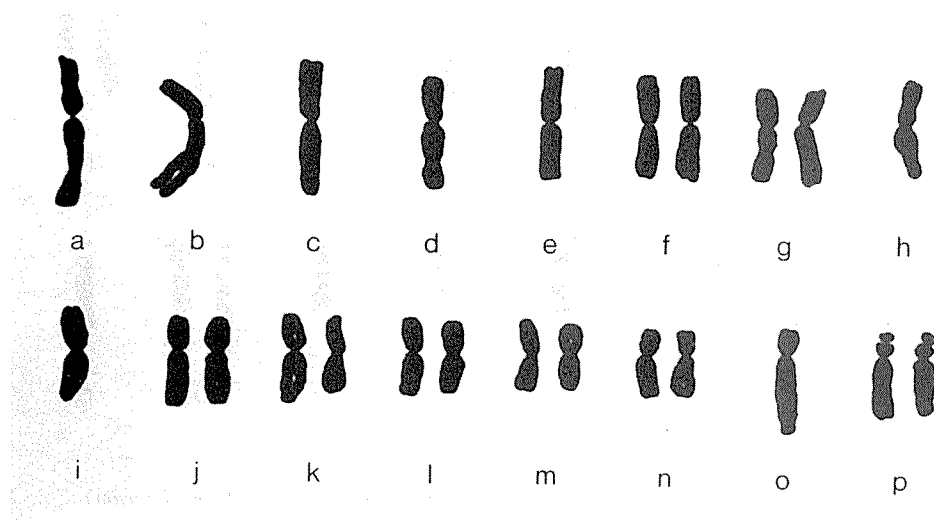


Fig. 47 Karyotype of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. fistulosum*) (from Fig. 46). $K_{(2n)} = 21V + J_1 + 2J_2^I = (7V + J_1) + 2(7V + J_2^I)$.

(Fig. 48).

4 倍性ワケギとネギの雑種では観察した花粉母細胞の88~96%が第1分裂中期において $8_{II}+8_I$ の対合型を示した (Table 7). 2 価染色体は異形対ではなくて対合も正常であった (Fig. 49). また, 花粉母細胞あたり 8 個の 2 価染色体の中の 3~7 個は localized chiasma を有し, 残りの 2 価染色体は randomized chiasma を有していた. さらに, 2 価染色体を形成した染色体は 1 価染色体より概して小型であり, 大型の J 形染色体は常に 1 価染色体として観察され, 2 本の小型の J 形染色体は常に互いに対合して 2 価染色体として観察された (Fig. 49). なお, この雑種では観察した花粉母細胞の 3.7~9.5% は第1分裂中期において $1_{III}+7_{II}+7_I$ の対合型を示した (Table 7). これらの花粉母細胞で観察された 3 価染色体は 2 本の染色体が対合した上にもう 1 本の染色体が部分的に接合した形をとる場合が多かった (Fig. 50).

4 倍性ワケギとシャロットおよびネギとの雑種ではともに花粉母細胞の第1分裂後期において 1 価染色体は機会的に配分されるか遅滞染色体となり, 第1分裂終期においては小核を有する花粉母細胞が多く観察された.

第3節 考 察

核型分析および染色体対合型の分析の結果から, 4 倍性ワケギとシャロットおよびネギとの雑種は 8 対の相同染色体を持つことが明らかとなった. ところで, 4 倍性ワケギの配偶子 (2 倍性ワケギの体細胞染色体組に相当する 16 本の染色体を持つ), シャロットの配偶子およびネギの配偶子のそれぞれは相同染色体を 1 対も持っていなかったはずである. したがって, これらの雑種が持つ 8 対の相同染色体は, 4 倍性ワケギの配偶子に由来

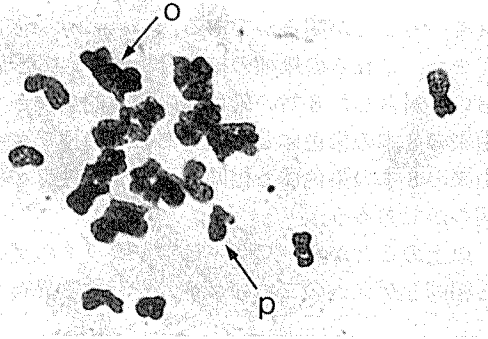


Fig. 48 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in a PMC of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. ascalonicum*). $8_{II}+8_I$. Two large J-shaped chromosomes (o) form a bivalent and one small J-shaped chromosome (p) forms a univalent. $\times 850$.

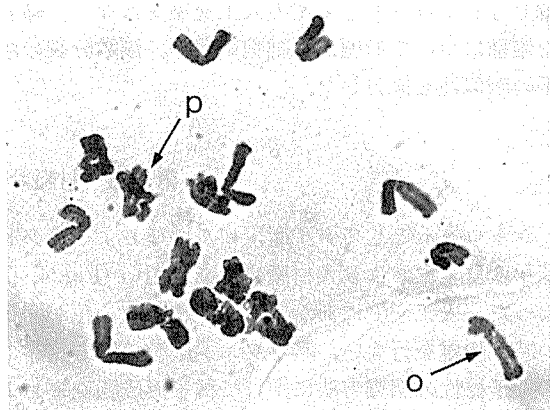


Fig. 49 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in a PMC of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. fistulosum*). $8_{II}+8_I$. One large J-shaped chromosome (o) forms a univalent and two small J-shaped chromosomes (p) form a bivalent. $\times 850$.

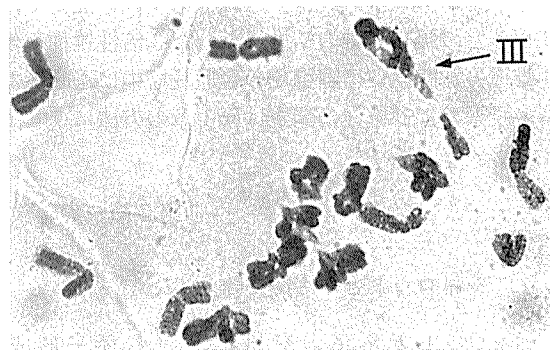


Fig. 50 Trivalent (III) formation at meiotic metaphase-I in a PMC of the triploid hybrid (tetraploid *A. wakegi* \times *A. fistulosum*). $1_{III}+7_{II}+7_I$. $\times 850$.

する8本の染色体とシャロットあるいはネギの配偶子に由来する8本の染色体によって構成されていることが明らかである。

また、これらの雑種の核型分析において形態的に対をなした8対の染色体および減数分裂において対合した8対の染色体の相対的な大きさおよび形から判断すると、シャロットの配偶子由来の8本の染色体と相同である4倍性ワケギの配偶子由来の8本の染色体と、ネギの配偶子由来の8本の染色体と相同である4倍性ワケギの配偶子由来の8本の染色体とは異なることも明らかであろう。

以上のことから、ワケギはシャロットのゲノム(A)と相同なゲノムおよびネギのゲノム(F)と相同なゲノムの二つのゲノムを有する異質2倍体であると結論されよう。

第4章 シャロットとネギの交雑能力およびこれらの雑種とワケギの類似性

第3章においてワケギはシャロットのゲノム(A)と相同なゲノムおよびネギのゲノム(F)と相同なゲノムの二つのゲノムを有する異質2倍体であることが明らかにされた。そこで、本章ではシャロットとネギの人工交雑を行ない、両者間の交雑能力を検討するとともに、得られた雑種について形態、体細胞染色体、減数分裂の観察および稔性の調査を行ない、雑種とワケギの類似性を検討した。

第1節 材料および方法

シャロットとしてタイ産、ビルマ産およびインドネシア産の栄養系を、ネギとして九条ネギ、諫早産夏ネギおよび大村産夏ネギを用い(Fig. 4, 7), Table 8に示した組合せで人工交雑を行なった。人工交配にあたっては、まず、小花が開花直前あるいは直後で葯がまだ裂開していない時に除雄を行ない、パラフィン紙製の袋で花序ごと隔離しておき、その後の手順は第1章の種子稔性の調査方法に準じて種子形成胚珠率および種子発芽率を調査した。

シャロットとネギの交配実験の結果得られた発芽種子を良く水洗した砂を詰めた育苗箱に植付け、展開葉が4~6枚に達した時に砂を詰めた素焼鉢へ移植し、翌年の春に得られた鱗茎を種球として2~3年間圃場でワケギの普通栽培に準じた栽培を行なった。本実験ではこれらの中から抽出した個体を材料として供試した。なお、減数分裂の観察のための材料としては以上に述べたシャロットとネギの雑種第1代に加えて、これらの中の4倍性雑種とシャロットおよびネギとの戻し交雑の結果得られた3倍性雑種も供試した。

雑種の形態観察は圃場での普通栽培中に適時行なった。また、雑種の体細胞染色体、減数分裂の観察および稔性の調査は第1章の方法に準じて行なった。

第2節 実験結果

1 シャロットとネギの交雑

シャロットとネギの交雑における種子形成胚珠率は14.4~24.5%, 種子発芽率は35.4~80.0%であり、いずれの交配組合せにおいても容易に雑種が形成された(Table 8)。

ビルマ産シャロットと大村産夏ネギの交配組合せは他の組合せより種子形成胚珠率が高く、特に、大村産夏ネギ(♀)×ビルマ産シャロット(♂)では種子形成胚珠率および種子発芽率が

Table 8 Results of reciprocal crossings between *A. ascalonicum* and *A. fistulosum*.

| Cross combination ^{a)} | Number of flowers pollinated | Number of seeds produced | Percentage of ovules that developed into seeds | Number of seeds that germinated | Percentage of seeds that germinated |
|---------------------------------|------------------------------------|--------------------------------|---|---------------------------------------|---|
| AA-1 × FF-1 | 673 | 723 | 17.9 | 527 | 72.9 |
| FF-1 × AA-1 | 1134 | 998 | 14.7 | 743 | 74.4 |
| AA-2 × FF-2 | 127 | 113 | 14.8 | 40 | 35.4 |
| FF-2 × AA-2 | 147 | 156 | 17.7 | 101 | 64.7 |
| AA-2 × FF-3 | 89 | 131 | 24.5 | 82 | 62.6 |
| FF-3 × AA-2 | 76 | 110 | 24.1 | 88 | 80.0 |
| AA-3 × FF-3 | 60 | 61 | 16.9 | 46 | 75.4 |
| FF-3 × AA-3 | 74 | 64 | 14.4 | 26 | 40.6 |

^{a)} AA-1, 2, 3 : Clones of *A. ascalonicum* collected in Thailand (AA-1), Burma (AA-2), and Indonesia (AA-3), respectively.

FF-1 : *A. fistulosum* cv. Kujoyo.

FF-2, 3 : Clones of Natsunegi type of *A. fistulosum* collected in Isahaya City (FF-2) and Omura City (FF-3), respectively.

ともに高かった。

種子形成胚珠率については正逆交雑間で大きな差異は見られなかったが、種子発芽率についてはタイ産シャロットと九条ネギの組合せを除く 3 組合せにおいて大きな差異が見られた。

2 シャロットとネギの雑種

(1) 形態

雑種の成葉の葉身はワケギのように先端が細くとがり中太で直立する性質が強く、葉身断面の形状は中央部が円形で基部が向軸側に弦を持つ半円形であった (Fig. 51)。

雑種はいずれの個体もよく抽苔し、花序の開花習性は両親の中間的であり、ワケギと同様であった。すなわち、雑種の開花当初の花序は尖頭形であり、小花の開花は花序のほぼ頂部より始まるが、その後の進行は遠心的であるよりはむしろ散発的であった (Fig. 52~54)。

シャロットの花被は乳白色であり、開花時には小花梗に対してほぼ直角になるまで開くのに対し (Fig. 5), ネギの花被はろう白色であり、終始ほとんど開かないままであるが (Fig. 8), これらの雑種の花被は色および開度ともに両親の中間であった (Fig. 55)。雑種の葯についてはワケギで観察されたのと同様な發育不全がネギを母親とする雑種の一部の個体で観察された (Fig. 55, 第 6 章参照)。また、子房の色については、シャロットが乳白色、ネギが緑色であるのに対し、これらの雑種は両者の中間の淡緑色であった。したがって、雑種の花の形態はワケギのそれと良く類似していた。

雑種はいずれの個体も 3 月から 4 月にかけて球形成を行なった。鱗茎の形状は概してシャロットより縦長であり、ワケギの鱗茎と良く似た鱗茎を形成する個体もあった (Fig. 56)。

なお、雑種の草丈、葉長、葉身径、分けつ数、花茎長、鱗茎重などの量的形質については交配組合せ間で大きな差異が見られたのみならず、同じ交配組合せで得られた個体間でも差異が見られた (Fig. 57, 58)。

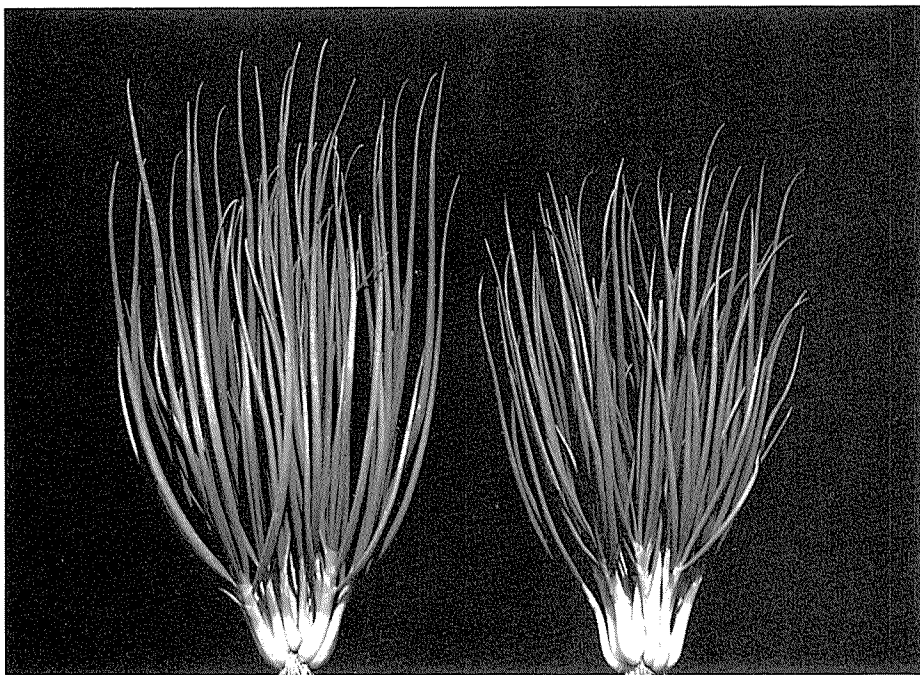


Fig. 51 Plants of the diploid hybrid between *A. ascalonicum* and *A. fistulosum* (left) and *A. wakegi* (right). $\times 1/6.5$.

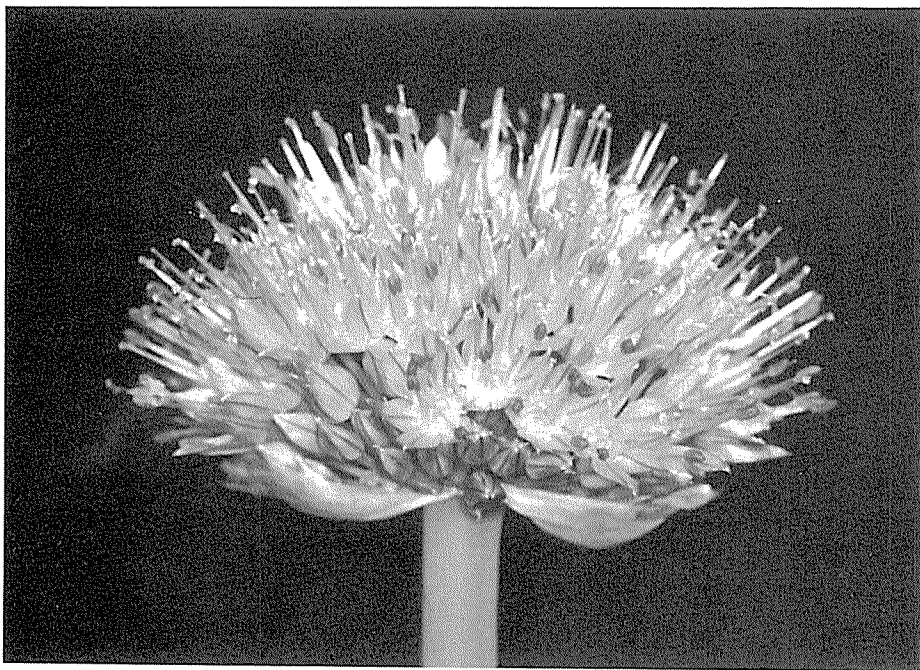


Fig. 52 Typical umbel of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*), showing the hemispherical shape. The terminal flowers open first, while additional flowers develop later over the whole inflorescence. $\times 2$.

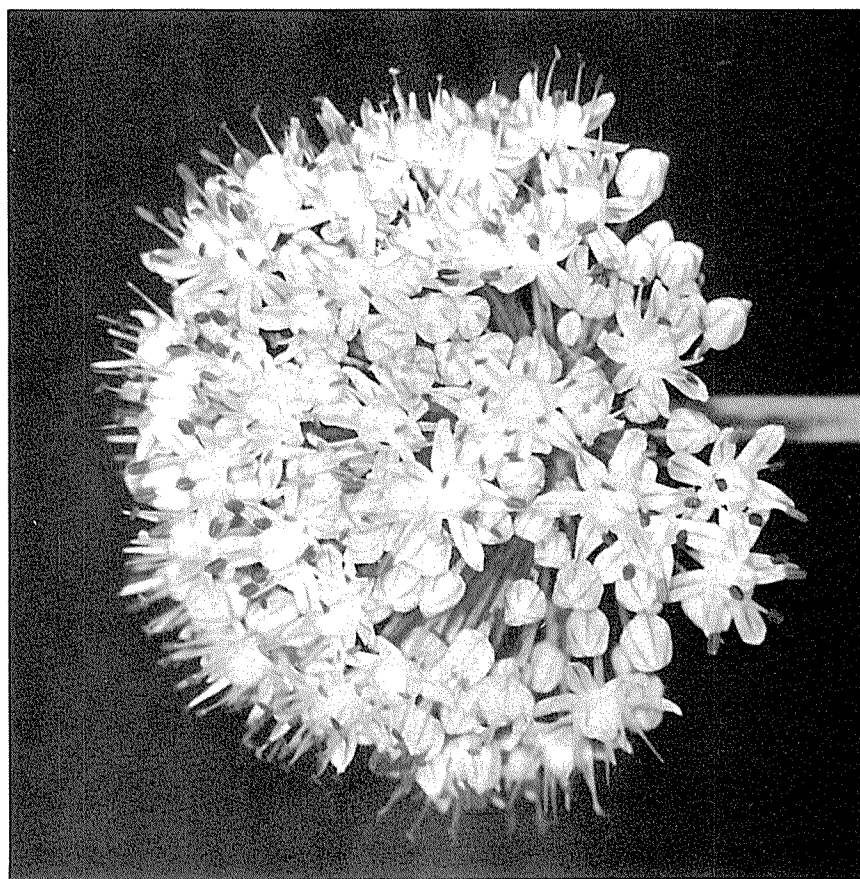


Fig. 53 Typical umbel of *A. ascalonicum*, showing the globose shape. Anthesis occurs over the whole inflorescence throughout the flowering period, and additional flowers develop later over the whole inflorescence (non-centrifugal development of flowers). $\times 2$.

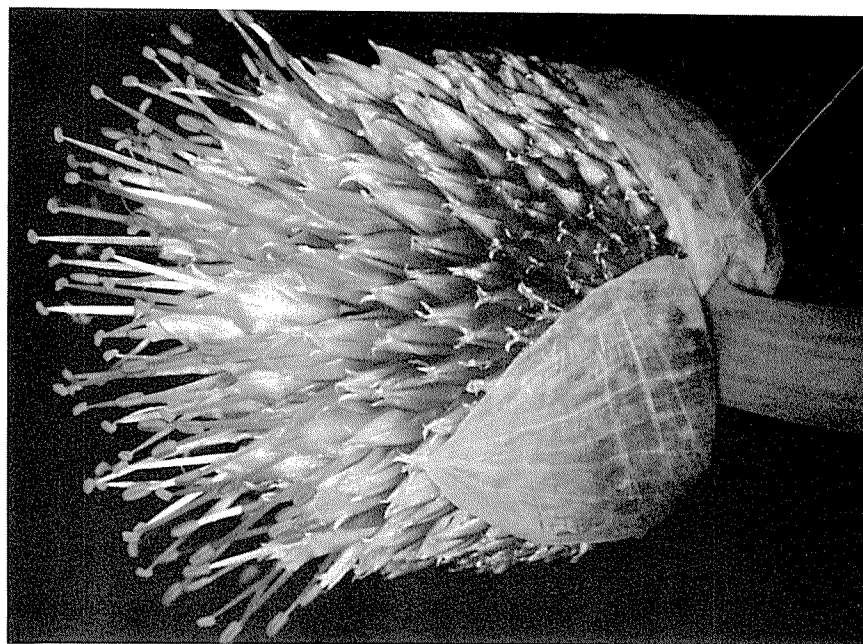


Fig. 54 Typical umbel of *A. fistulosum*. The terminal flowers of the inflorescence are the oldest and are the first to open. They then mature progressively towards the base (centrifugal development of flowers). $\times 2$.

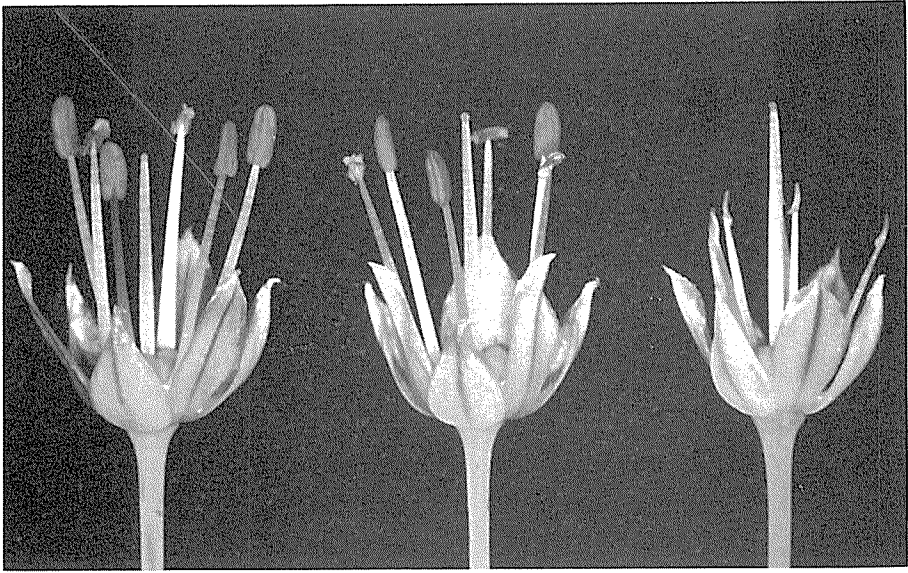


Fig. 55 Flowers of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). Left, *A. ascalonicum* (♀) × *A. fistulosum* (♂). Center and right, *A. fistulosum* (♀) × *A. ascalonicum* (♂). Anthers develop entirely in the left and center ones, while do not develop at all in the right one. The perianth lobes expand more than *A. fistulosum*, not as much as *A. ascalonicum*, but equally to *A. wakegi*. ×4.



Fig. 56 Mature bulbs of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). ×1.5.

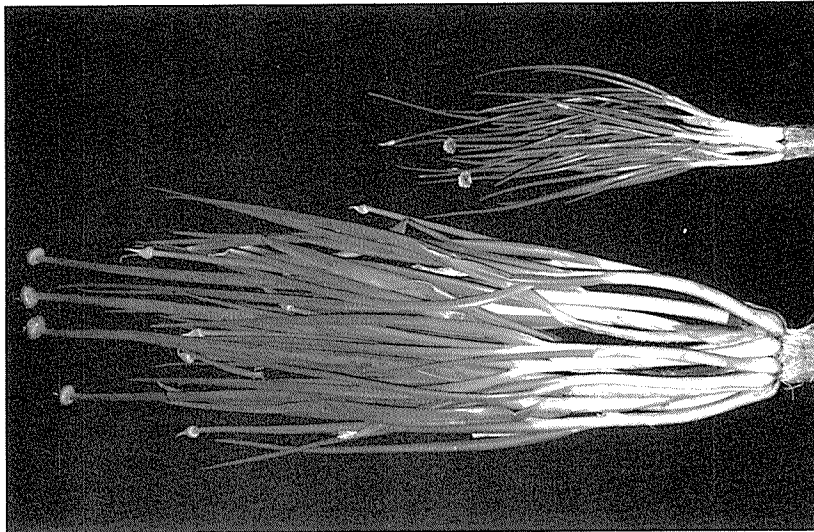


Fig. 57 Plants of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*), showing the difference in plant size between cross combinations. Left, *A. fistulosum* cv. Kuyyo (♀) \times *A. ascalonicum* collected in Thailand (♂). Right, *A. fistulosum* collected in Isahaya City (♀) \times *A. ascalonicum* collected in Burma (♂). $\times 1/10$.

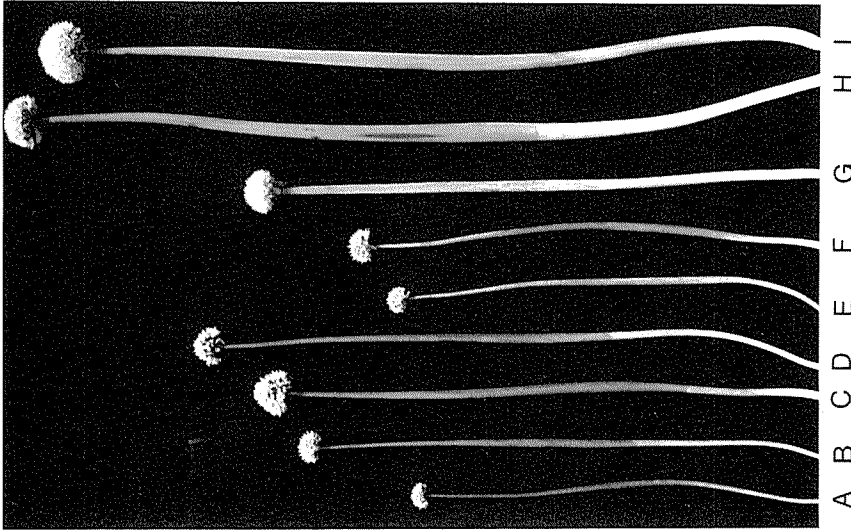


Fig. 58 Flower stalks of *A. wakegi* and the diploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*). A-D, *A. wakegi*. E-I, the hybrid. $\times 1/9$.

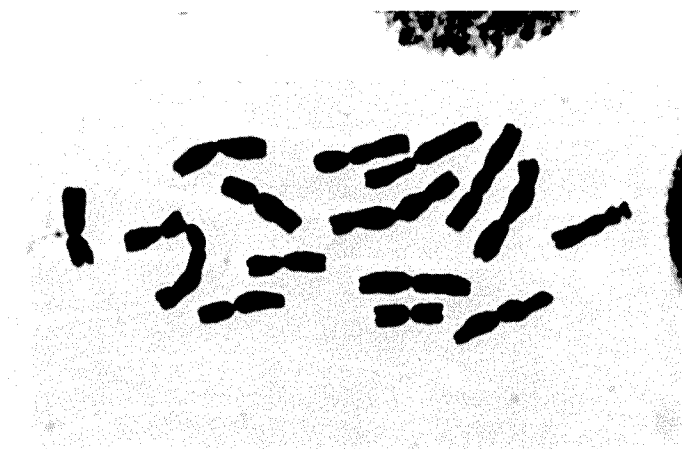


Fig. 59 Typical somatic metaphase chromosomes of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*). $\times 1500$.

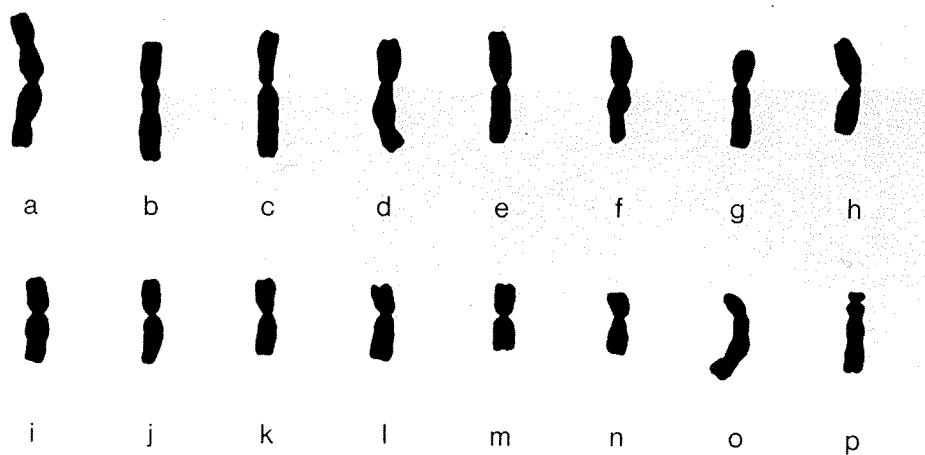


Fig. 60 Typical karyotype of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*) (from Fig. 59). $K_{(2n)} = 14V + J_1 + J_2^I$.

(2) 体細胞染色体

雑種のほとんどの個体は2倍体($2n=16$)であったが、タイ産シャロット(♀)×九条ネギ(♂)の交配で得られた2個体および九条ネギ(♀)×タイ産シャロット(♂)の交配で得られた1個体は4倍体($2n=32$)であった。

2倍性雑種の体細胞染色体組は14本のV形染色体と2本のJ形染色体で構成されていた(Fig. 59)。2本のJ形染色体についてはくびれの位置および付随体の大きさから、大きい方はシャロットに由来し、小さい方はネギに由来することが容易に判別された

(Fig. 12, 13, 59)。また、V形染色体は大きさおよびくびれの位置が連続的に変化し、同形・同大の染色体は1対も観察されなかった(Fig. 60)。さらに、2本のJ形染色体との相対的な大きさから判断すると、比較的大型のV形染色体はシャロットに由来し、比較的小型のV形染色体はネギに由来すると考えられた。

3個体の4倍性雑種の体細胞染色体組はいずれも28本のV形染色体と4本のJ形染色体で構成されていた(Fig. 61)。これらの個体のJ形染色体についてはシャロット由来の2本の大型の染色体とネギ由来の2本の小型の染色体とが容易に判別され、V形染色体についても2本ずつ14組が同形・同大であり、これらの個体は複2倍体であることが確認された。

本実験で得られたシャロットとネギの雑種の核型を式で表わすとTable 9のようにまとめられた。

(3) 減数分裂

各交配組合せから1～2個体の2倍性雑種を抽出して減数分裂を観察した結果をTable 10に示した。AF-1-1およびAF-4-2を除くすべての個体では一部の花粉母細胞が第1分裂中期において 8_{II} の対合型を示したが、これらの個体の大部分の花粉母細胞ならびにAF-1-1およびAF-4-2のすべての花粉母細胞では2価染色体のみならず種々の数の1価染色体が観察された(Table 10, Fig. 62～66)。2倍性雑種では、その異型接合的核型から予想されたとおりに、観察された2価染色体はすべて異形対であり、これらの過半数は1個所でキ

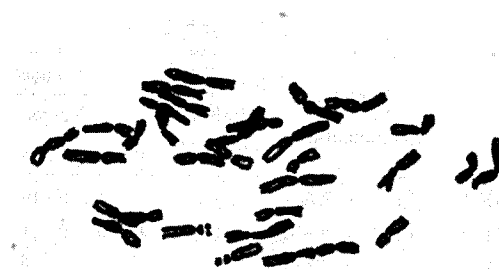


Fig. 61 Somatic metaphase chromosomes of the tetraploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). $K_{(2n)} = 28V + 2J_1 + 2J_2 = 2(14V + J_1 + J_2)$. ×850.

Table 9 Karyotypes of hybrids (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*).

| Parental combination | | | Karyotypes ($2n$) of hybrids |
|--------------------------|---|-----------------------------|--------------------------------|
| AA-1 ($14V + 2J^1$) | × | FF-1 ($14V + 2J^T$) | $14V + J_1^1 + J_2^T$ |
| | | | $14V + J_1 + J_2^T$ |
| | | | $28V + 2J_1^1 + 2J_2^T$ |
| | | | $28V + 2J_1 + 2J_2^T$ |
| AA-2 ($14V + 2J^1$) | × | FF-2 ($14V + J^T + J$) | $14V + J_1^1 + J_2^T$ |
| AA-2 ($14V + 2J^1$) | × | FF-3 ($14V + J^T + J$) | $14V + J_1 + J_2^T$ |
| AA-3 ($14V + 2J^1$) | × | FF-3 ($14V + J^T + J$) | $14V + J_1^1 + J_2$ |
| AA-3 ($14V + 2J^1$) | × | FF-3 ($14V + J^T + J$) | $14V + J_1 + J_2$ |

Table 10 Chromosome pairing and occurrence of fragments at meiotic metaphase-I in PMCs and pollen fertility of diploid hybrids (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*).

| Plant number | Parental combination | Number of PMCs observed | Frequency of PMCs | | | | | | | | | | Average number of bivalents per PMC | Percentage of PMCs with fragments | Pollen fertility (%) |
|-----------------|-------------------------|-------------------------------|---------------------|---|----|----|----|----|----|----|----|-----|--|--|----------------------------|
| | | | Number of bivalents | | | | | | | | | | | | |
| | | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | | | | |
| AF-1-1 | FF-1 × AA-1 | 52 | 1 | 1 | 9 | 10 | 15 | 10 | 5 | 1 | 0 | 3.8 | 1.9 | 0 | |
| AF-1-2 | FF-1 × AA-1 | 143 | 0 | 0 | 0 | 1 | 9 | 21 | 46 | 44 | 22 | 6.3 | 0.7 | 0 | |
| AF-1-3 | AA-1 × FF-1 | 50 | 0 | 0 | 5 | 9 | 10 | 10 | 9 | 4 | 3 | 4.7 | 4.0 | 0.1 | |
| AF-2-1 | FF-2 × AA-2 | 60 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 10 | 21 | 26 | 7.2 | 0 | 0 | |
| AF-2-2 | FF-2 × AA-2 | 123 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 12 | 21 | 54 | 34 | 6.9 | 1.6 | 0.5 | |
| AF-2-3 | AA-2 × FF-2 | 112 | 0 | 1 | 4 | 10 | 26 | 33 | 26 | 8 | 4 | 4.9 | 0.9 | 1.5 | |
| AF-3-1 | FF-3 × AA-2 | 54 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 10 | 16 | 14 | 10 | 6.3 | 1.9 | 0 | |
| AF-3-2 | FF-3 × AA-2 | 152 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 9 | 43 | 59 | 39 | 6.8 | 0.7 | 0 | |
| AF-3-3 | AA-2 × FF-3 | 84 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 11 | 31 | 21 | 18 | 6.5 | 2.4 | 0.2 | |
| AF-4-1 | FF-3 × AA-3 | 79 | 0 | 0 | 3 | 5 | 15 | 19 | 23 | 11 | 3 | 5.3 | 0 | 0.2 | |
| AF-4-2 | FF-3 × AA-3 | 79 | 5 | 9 | 13 | 15 | 25 | 8 | 4 | 0 | 0 | 3.1 | 3.8 | 0 | |
| AF-4-3 | AA-3 × FF-3 | 66 | 1 | 1 | 2 | 12 | 12 | 20 | 13 | 4 | 1 | 4.6 | 1.5 | 0 | |

アズマを形成し、ほとんどのキアズマは端部あるいは次端部に位置していた (Fig. 62~66). また、2本のJ形染色体間で2価染色体が形成されている花粉母細胞がしばしば観察された (Fig. 62, 63, 65).

Table 10に示したように、2倍性雑種の2価染色体の数は花粉母細胞間で大きな差異が見られた。また、2価染色体の数の変異は個体により大きく異なり、2価染色体の数の平均も個体間差が著しく、3.1から7.2まで段階的に変化した。染色体対合に関しては同じ交配組合せから得られた個体が互いに似ているとは限らなかったが、AA-2 × FF-2およびAA-2 × FF-3の交配組合せから得られた雑種はAA-1 × FF-1およびAA-3 × FF-3の交配組合せから得られた雑種より2価染色体を多く形成する傾向にあった。

2倍性雑種の減数分裂第1中期における多価染色体形成については、1個の3価染色体が雑種AF-2-3の1個の花粉母細胞で、また、1個の4価染色体がAF-1-3の1個の花粉母細胞で観察されたのみであった。

AF-2-1およびAF-4-1を除くすべての2倍性雑種で第1分裂中期において1個あるいは2個の染色体断片を有する花粉母細胞が観察され、その頻度は0から4%であった (Table 10)。

供試したすべての2倍性雑種の多くの花粉母細胞において、染色体橋、遅滞染色体および染色体断片が第1分裂後期において観察され、小核が第1分裂終期において観察された (Fig. 67, 68)。

4倍性雑種では観察した花粉母細胞の約94%が第1分裂中期において16_{II}の対合型を示し、残りの花粉母細胞は15_{II}+2_Iあるいは1_{IV}+14_{II}の対合型を示した (Table 11)。2価染色体の対合は正常であり、異形対や染色体断片は観察されなかった (Fig. 69)。

4倍性雑種では一部の花粉母細胞の第1分裂後期において染色体橋あるいは遅滞染色体が観察され、第1分裂終期において小核が観察されたが、大部分の花粉母細胞は減数分裂の結果形的に完全な小孢子を形成し、これらの小孢子の多くは正常な花粉核分裂を行なった (Fig. 70)。

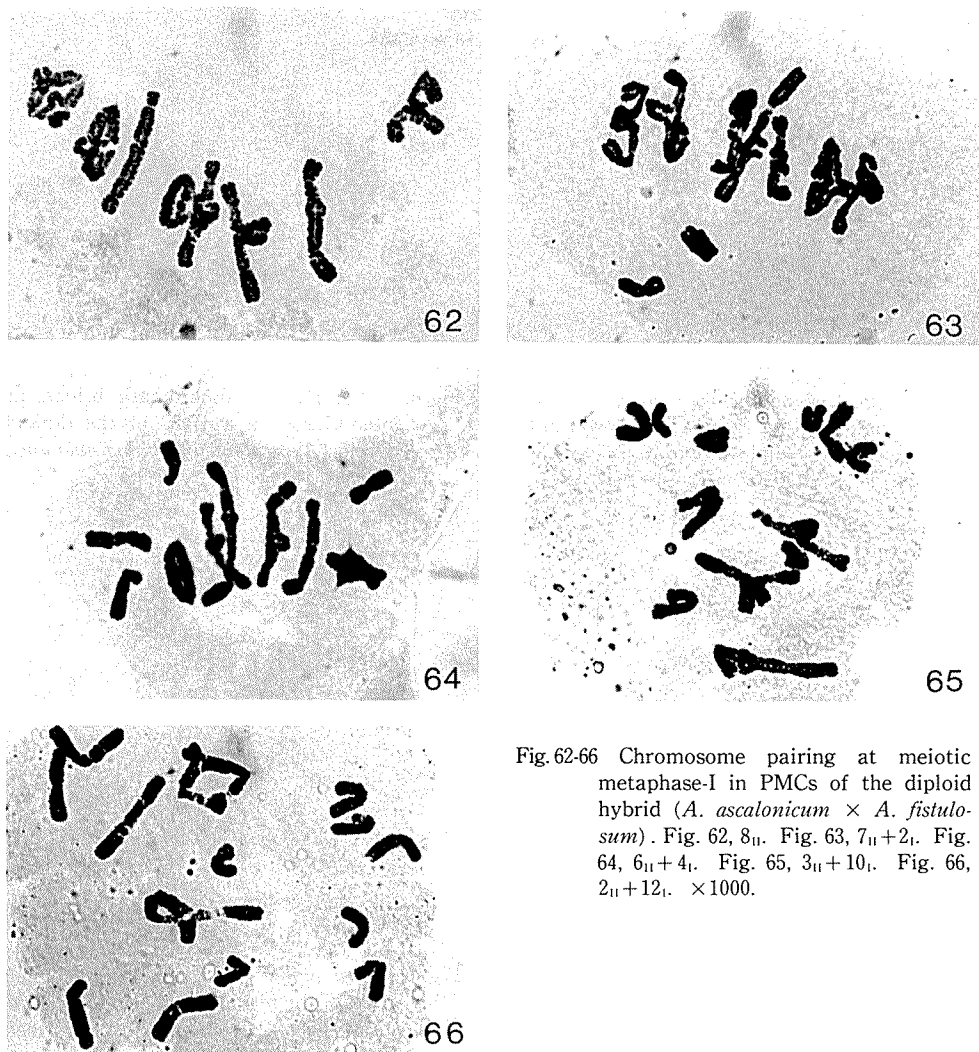


Fig. 62-66 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in PMCs of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). Fig. 62, 8_{II} . Fig. 63, $7_{II}+2_I$. Fig. 64, $6_{II}+4_I$. Fig. 65, $3_{II}+10_I$. Fig. 66, $2_{II}+12_I$. $\times 1000$.

シャロットとネギの正逆交雑で得られた4倍性雑種とシャロットの戻し交雑で得られた3倍性雑種では観察した花粉母細胞のすべてが $8_{II}+8_I$ の対合型を示した(Table 12)。また、染色体対合の様相は4倍性ワケギとシャロットの雑種のそれと良く似ていた。

シャロットとネギの正逆交雑で得られた4倍性雑種とネギの戻し交雑によって得られた3倍性雑種では観察した花粉母細胞の92～96%が $8_{II}+8_I$ の対合型を示し、4～7%の花粉母細胞が $1_{III}+7_{II}+7_I$ の対合型を示した(Table 12)。また、染色体対合の様相は4倍性ワケギとネギの雑種のそれと良く似ていた。

(4) 花粉稔性および種子稔性

減数分裂を観察した2倍性雑種12個体について花粉稔性を調査した結果、5個体が0.1～1.5%の花粉稔性を有していたのみであった(Fig. 71, Table 10)。また、これらの個体とシャロットを戻し交雑した結果、少数ではあるが発芽能力がある種子が得られたのに対し(Table 13)、ネギとの戻し交雑では発芽能力がある種子は得られなかった(Table 14)。



Fig. 67 Chromosome bridges and lagging chromosomes at meiotic anaphase-I in a PMC of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). ×1000.

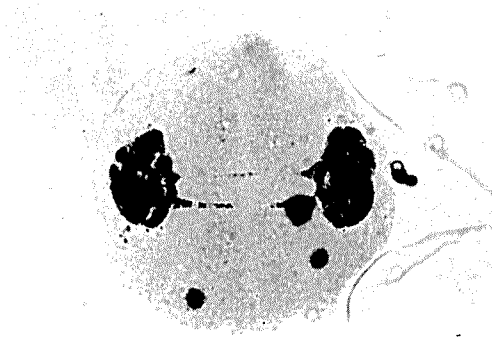


Fig. 68 Micronuclei and chromatin bridges at interckinesis in a PMC of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). ×1000.

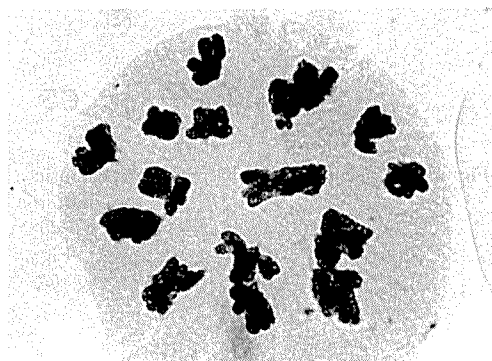


Fig. 69 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in a PMC of the tetraploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). 16_{II} . ×850.

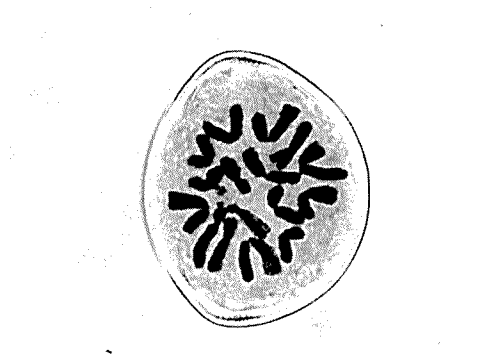


Fig. 70 First pollen grain mitosis in a pollen grain of the tetraploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). Fourteen V-shaped chromosomes and two J-shaped chromosomes are apparent. $K_{(n)} = 14V + J_1^I + J_2^I$. ×850.

Table 11 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in PMCs and pollen fertility of tetraploid hybrids (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*).

| Plant number | Parental combination | Number of PMCs observed | Frequency of PMCs | | | Pollen fertility (%) |
|-----------------|-------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|------------------|------------------------------------|----------------------------|
| | | | Chromosome pairing | | | |
| | | | 15 _{II} + 2 _I | 16 _{II} | 1 _{IV} + 14 _{II} | |
| AAFF-1 | AA-1 × FF-1 | 118(100) | 3(2.5) | 111(94.1) | 4(3.4) | 95.4 |
| AAFF-2 | FF-1 × AA-1 | 107(100) | 4(3.7) | 101(94.4) | 2(1.9) | 97.2 |

Table 12 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in PMCs of triploid hybrids (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*).

| Plant number | Parental combination | Number of PMCs observed | Frequency of PMCs | | |
|--------------|----------------------|-------------------------|--------------------|----------------------|----------------------|
| | | | Chromosome pairing | | |
| | | | $8_{II}+8_I$ | $1_{III}+7_{II}+7_I$ | $2_{III}+6_{II}+6_I$ |
| AAF-1 | AAFF-1 × AA-1 | 84(100) | 84(100) | 0(0) | 0(0) |
| AAF-2 | AAFF-2 × AA-1 | 82(100) | 82(100) | 0(0) | 0(0) |
| AFF-1 | AAFF-1 × FF-1 | 91(100) | 87(95.6) | 4(4.4) | 0(0) |
| AFF-2 | AAFF-2 × FF-1 | 164(100) | 151(92.1) | 11(6.7) | 2(1.2) |

Table 13 Seed setting characteristics in diploid hybrids (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*) when they were backcrossed to *A. ascalonicum*.

| Plant number | Number of flowers pollinated | Number of seeds produced | Percentage of ovules that developed into seeds | Number of seeds that germinated | Percentage of seeds that germinated |
|--------------|------------------------------|--------------------------|--|---------------------------------|-------------------------------------|
| AF-1-1 | 552 | 9 | 0.3 | 1 | 11.3 |
| AF-1-2 | 145 | 0 | 0 | — | — |
| AF-1-3 | 213 | 4 | 0.3 | 3 | 75.0 |
| AF-2-1 | 180 | 8 | 0.7 | 0 | 0 |
| AF-2-2 | 208 | 0 | 0 | — | — |
| AF-2-3 | 198 | 9 | 0.8 | 3 | 33.3 |
| AF-3-1 | 138 | 4 | 0.5 | 0 | 0 |
| AF-3-2 | 93 | 4 | 0.7 | 1 | 25.0 |
| AF-3-3 | 207 | 0 | 0 | — | — |
| AF-4-1 | 152 | 0 | 0 | — | — |
| AF-4-2 | 122 | 2 | 0.3 | 0 | 0 |
| AF-4-3 | 155 | 2 | 0.2 | 0 | 0 |

Table 14 Seed setting characteristics in diploid hybrids (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*) when they were backcrossed to *A. fistulosum*.

| Plant number | Number of flowers pollinated | Number of seeds produced | Percentage of ovules that developed into seeds | Number of seeds that germinated | Percentage of seeds that germinated |
|--------------|------------------------------|--------------------------|--|---------------------------------|-------------------------------------|
| AF-1-1 | 486 | 17 | 0.6 | 0 | 0 |
| AF-1-2 | 112 | 12 | 1.8 | 0 | 0 |
| AF-1-3 | 197 | 1 | 0.1 | 0 | 0 |
| AF-2-1 | 219 | 15 | 1.1 | 0 | 0 |
| AF-2-2 | 149 | 0 | 0 | — | — |
| AF-2-3 | 201 | 3 | 0.2 | 0 | 0 |
| AF-3-1 | 148 | 12 | 1.4 | 0 | 0 |
| AF-3-2 | 156 | 0 | 0 | — | — |
| AF-3-3 | 192 | 0 | 0 | — | — |
| AF-4-1 | 221 | 18 | 1.4 | 0 | 0 |
| AF-4-2 | 114 | 0 | 0 | — | — |
| AF-4-3 | 198 | 0 | 0 | — | — |

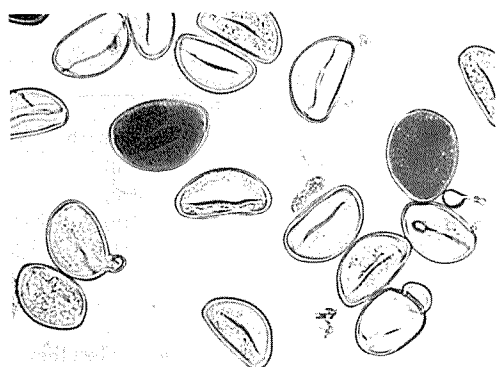


Fig. 71 Pollen grains of the diploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). Most of them contain no protoplasm, and all of them are sterile. ×350.

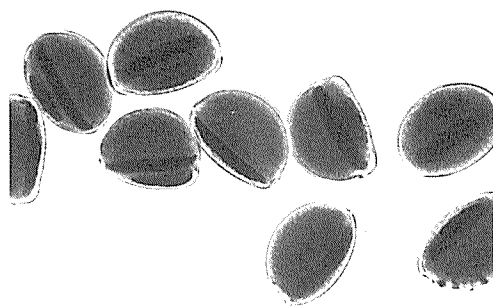


Fig. 72 Pollen grains of the tetraploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*). All of them are fertile. ×350.

Table 15 Seed setting characteristics in tetraploid hybrids (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*).

| Cross combination | | Number of flowers pollinated | Number of seeds produced | Percentage of ovules that developed into seeds | Number of seeds that germinated | Percentage of seeds that germinated |
|-------------------|----------|------------------------------------|--------------------------------|---|---------------------------------------|---|
| AAFF-1 | self | 133 | 142 | 17.8 | 110 | 77.5 |
| | × AA-1 | 84 | 91 | 18.1 | 5 | 5.5 |
| | × FF-1 | 73 | 243 | 55.5 | 100 | 41.2 |
| AAFF-2 | self | 88 | 129 | 24.4 | 97 | 75.2 |
| | × AA-1 | 138 | 229 | 27.7 | 36 | 15.7 |
| | × FF-1 | 67 | 205 | 51.1 | 109 | 53.2 |
| | × AAFF-1 | 50 | 82 | 27.3 | 76 | 92.7 |

4倍性雑種の花粉稔性は95%以上であり、両親よりもやや高かった (Fig. 72, Table 11). なお、4倍性雑種の花粉粒はシャロット、ネギおよびこれらの2倍性雑種の花粉粒よりも明らかに大きかった (Fig. 26, 27, 71, 72). 4倍性雑種は自家受粉で20%前後の種子形成胚珠率と75%以上の種子発芽率を有していた (Table 15). 4倍性雑種の交雑種子稔性は花粉親によって大きく異なり、シャロットを花粉親として用いた場合はネギを花粉親として用いた場合より種子形成胚珠率、種子発芽率ともに著しく低かった (Table 15). また、シャロットとネギの正逆交雑で得られた4倍性雑種間の交雑種子稔性も高かった (Table 15).

第3節 考 察

1 シャロットとネギの交雑能力

本実験ではシャロットとネギをそれぞれ3系統用いた8組合せの交雑を行なった結果、20%前後の胚珠が種子を形成し、これらの種子の多くが発芽能力を有していた. ところで, Cochran⁹⁾ はアメリカ合衆国で栽培されていたシャロットの1品種とネギの1品種をハエを用いて交配し、

シャロット(♀)×ネギ(♂)の交配で18.5%, ネギ(♀)×シャロット(♂)の交配で24.1%の種子形成胚珠率を得た(種子発芽率は示されていない)。Cochran と筆者が用いた交配親はまったく異なる系統であり、人工交配の方法も異なっていたにもかかわらず、両者が得た交雑種子稔性は同程度で高かった。したがって、シャロットとネギはそれぞれ多くの系統を分化しているが、両者の雑種が形成されるのに十分な交雑能力を有していると考えられる。

2 シャロットとネギの雑種とワケギの類似性

シャロットとネギの雑種の形態形質の多くは両親の中間的であり、ワケギと良く似ていた。特に、花器の形態に関してはシャロットとネギの雑種とワケギとを区別すべき差異を見出すことは困難であった。また、両者の核型は付随体領域に関する変異に至るまで酷似していた。

シャロットとネギの2倍性雑種、4倍性雑種および3倍性雑種の減数分裂における染色体行動はそれぞれワケギ、4倍性ワケギおよび4倍性ワケギとシャロットあるいはネギとの雑種の減数分裂における染色体行動と良く似ていた。これらの結果は、前述のシャロットとネギの雑種とワケギとの間で見られた形態的類似および核型上の類似と良く合致しているとともに、第3章において述べたシャロットおよびネギを分析種とするワケギのゲノム分析の結果の信頼性を強く裏付けていると言えよう。

しかしながら、稔性に関してはシャロットとネギの雑種とワケギとの間には差異が見られた。すなわち、シャロットとネギの雑種の中には花粉稔性あるいは種子稔性をわずかに持つ個体が含まれていたのに対し、ワケギでは供試したすべての系統が花粉稔性、種子稔性ともにまったくなかった。また、染色体倍加によって、シャロットとネギの雑種では稔性がほぼ完全に回復したのに対し、ワケギでは部分的にしか回復しなかった。ところで、Jones and Kehr³⁵⁾はアメリカ合衆国で栽培されていたシャロットとネギの雑種の複2倍体について稔性を調査し、24.2~78.0%の花粉稔性と2.8~12.4%の種子形成胚珠率を得た(種子発芽率は示されていない)。これらの複2倍体の中の一部の個体は明らかに部分不稔の傾向にあったと考えられ、同様な部分不稔の現象はタマネギとネギの雑種の複2倍体についても報告されている^{10,32,51)}。したがって、筆者が供試した4倍性ワケギが示した部分不稔性も上述のネギ属の種間雑種の複2倍体で見られる部分不稔性に類するものであると考えられる。このことに加えて、筆者が供試したシャロットとネギの雑種は数年の栽培歴を持つにすぎないのに対し、ワケギは数千年にわたる栽培歴を持ち、この間栄養繁殖のみを続けて来たことを考慮すれば、両者の稔性に関する不一致は両者のゲノム構成の類似性を否定するものではないと考えられる。

以上のことから、シャロットとネギの雑種とワケギとはきわめて類似した植物であると言えよう。

第5章 4倍性ワケギと複2倍体(シャロット×ネギ)の雑種

第2章で述べた4倍性ワケギに第4章で述べたシャロットとネギの4倍性雑種(以下複2倍体と略記)の花粉を人工受粉したところ雑種が得られたので、この雑種について体細胞染色体、減数分裂および花粉粒の染色体を観察するとともに、花粉稔性および種子稔性を調査した。

第1節 材料および方法

ワケギの系統XY-13の染色体倍加系統にタイ産シャロット(♀)と九条ネギ(♂)の雑種の複

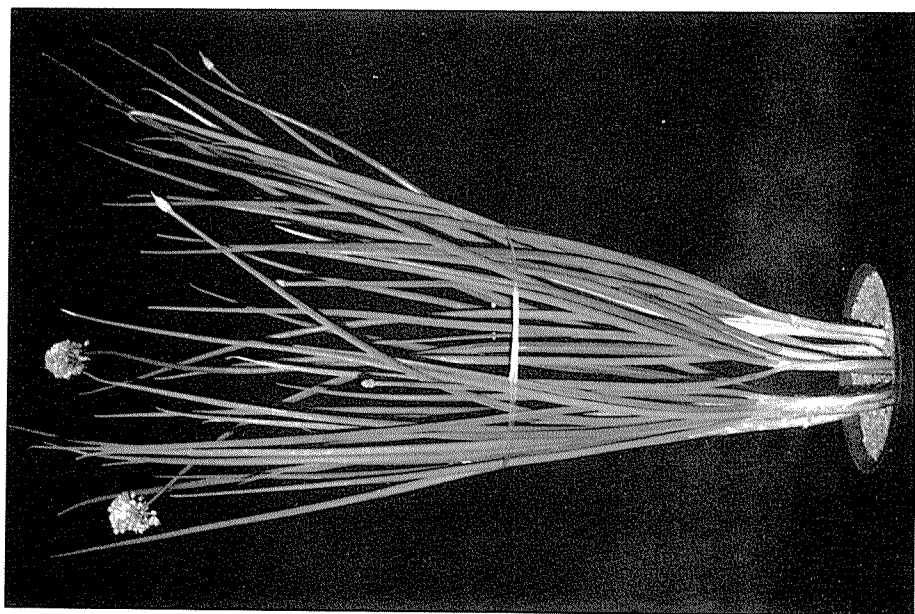


Fig. 73 Plant of the hybrid between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*). $\times 1/6.5$.

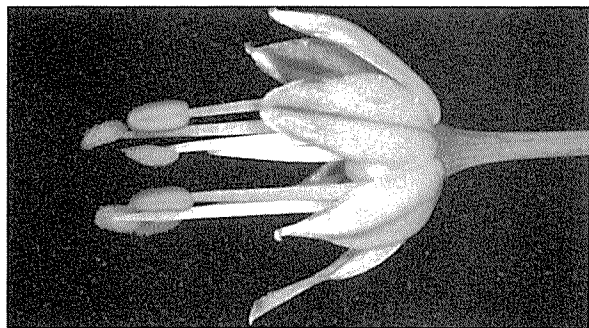


Fig. 74

Typical flower of the hybrid between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*). It bears plump anthers and an abundance of pollen. $\times 4$.

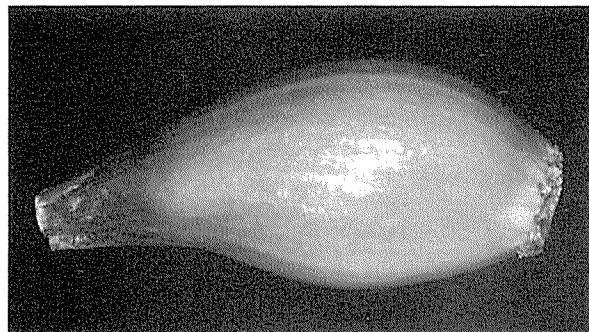


Fig. 75

Typical bulb of the hybrid between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*). $\times 1.5$.

2 倍体を交配して得られた雑種の中の正 4 倍体 ($2n=32$, 以下雑種と略記) を供試材料とした (Fig. 73~75).

体細胞染色体および減数分裂の観察ならびに稔性の調査は第 1 章に準じて行なった。花粉粒の染色体の観察は有糸核分裂中期にある花粉粒について行ない、生の葯を用いた酢酸カーミンなすりつけ法によった。

第 2 節 実 験 結 果

1 体細胞染色体

雑種の体細胞染色体組は 28 本の V 形染色体と 4 本の J 形染色体で構成されていた (Fig. 76). J 形染色体はさらに大型 2 本と小型 2 本に区別され、大型の J 形染色体の 1 本に小さな付随体が、小型の J 形染色体では 2 本ともに大きな付随体が観察された。V 形染色体、J 形染色体ともに 2 本ずつがほぼ同形・同大であり対をなしていた (Fig. 77). したがって、雑種では染色体の形態上 16 対の相同染色体が認められ、核型は次の式で表わされた。

$$K_{(2n)} = 28V + J_1^I + J_1 + 2J_2^T = 2(14V + J_1^{(I)} + J_2^T)$$

2 減 数 分 裂

いずれの個体でも観察した花粉母細胞の 90% 以上が第 1 分裂中期において 16_{II} の対合型を示し、残りの花粉母細胞は $15_{II} + 2_I$ あるいは $1_{IV} + 14_{II}$ の対合型を示した (Table 16). 2 価染色体の対合は正常であり、異形対や染色体断片は観察されなかった (Fig. 78). なお、花粉母細胞あたり 16 個の 2 価染色体の中の 0~8 個では localized chiasma が観察され、残りの染色体では randomized chiasma が観察された。

雑種の花粉母細胞の第 1 分裂後期以後においても 4 倍性ワケギ (第 2 章参照) および複 2 倍体 (第 4 章参照) と比較して特に異常な分裂は観察されなかった。

3 花粉粒の染色体

雑種の花粉母細胞は多くの形態的に完全な小孢子を形成し、これらの小孢子の多くは正常な花粉核分裂を行なった。花粉粒の有糸核分裂中期における染色体数は 14~20 の範囲にあったが、大部分の花粉粒の染色体数は 16 であった (Table 17). また、染色体数が 16 である花粉粒はすべて $K_{(n)} = 14V + J_1^{(I)} + J_2^{(T)}$ の式で表わされる核型を示し (Table 18), シャロットとネギの 2 倍性雑種およびワケギの体細胞の核型と酷似していた (Fig. 79).

4 花粉稔性および種子稔性

雑種の花粉稔性は 80% 以上であった (Table 17). また、雑種の花粉粒の大きさおよび形態は複 2 倍体のそれとほぼ同じであった (Fig. 72, 80).

雑種は自家受粉で約 16% の種子形成胚珠率と約 80% の種子発芽率を有していた (Table 19). 雑種の交雑種子稔性は花粉親により大きな差異があった。すなわち、複 2 倍体を花粉親として用いた場合は自家受粉の場合と同程度の種子稔性を示したのに対し、ネギを花粉親として用いた場合は自家受粉の場合より高い種子稔性を示した (Table 19).

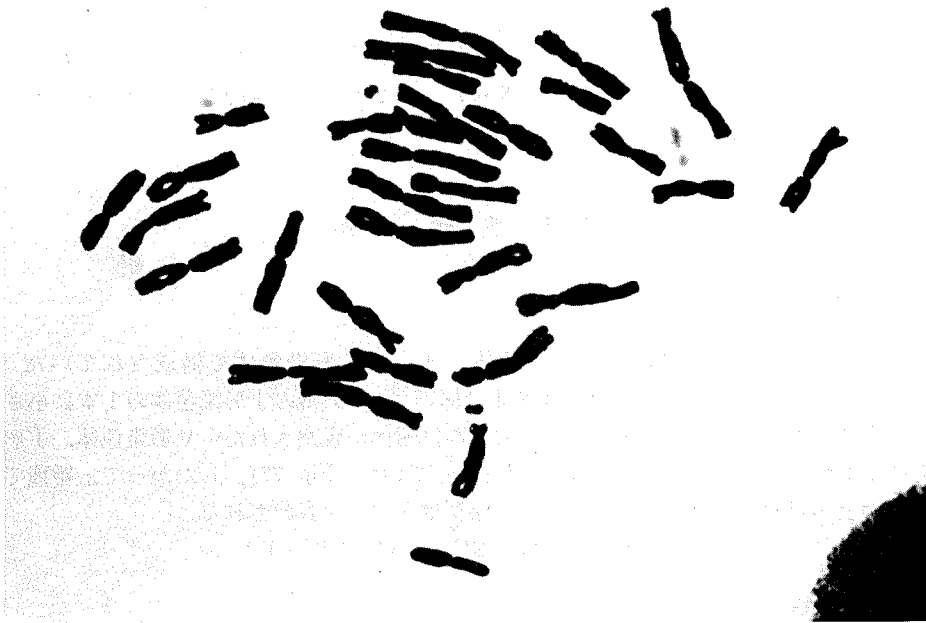


Fig. 76 Somatic metaphase chromosomes of the hybrid between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*), ×1500.

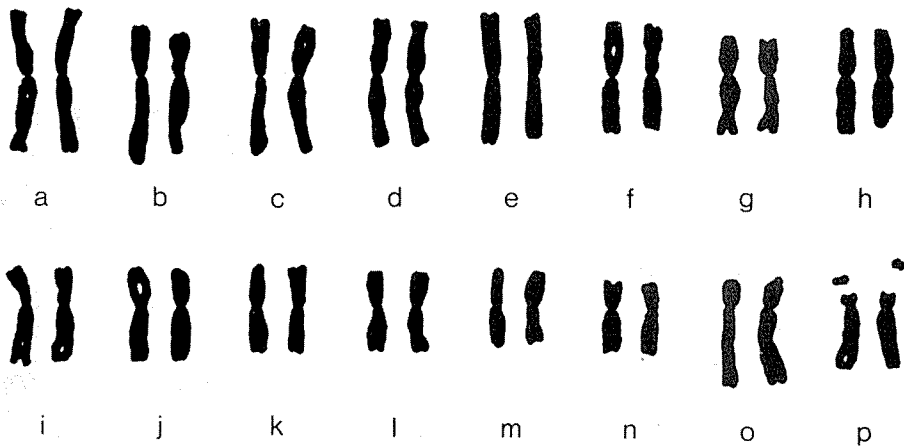


Fig. 77 Karyotype of the hybrid between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*) (from Fig. 76).

$$K_{(2n)} = 28V + J_1^1 + J_1 + 2J_2^2 = 2(14V + J_1^1 + J_2^2).$$

Table 16. Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in PMCs of hybrids between tetraploid *A. wakegi* and amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*).

| Plant number | Parental combination | Number of PMCs observed | Frequency of PMCs | | |
|--------------|-----------------------------|-------------------------|--------------------|-----------|------------------|
| | | | Chromosome pairing | | |
| | | | $15_{II}+2_I$ | 16_{II} | $1_{IV}+14_{II}$ |
| XYAF-1 | XXYY-13-(1) \times AAFF-1 | 208(100) | 11(5.3) | 195(93.8) | 2(1.0) |
| XYAF-2 | XXYY-13-(2) \times AAFF-1 | 116(100) | 8(6.9) | 107(92.2) | 1(0.9) |
| XYAF-3 | XXYY-13-(3) \times AAFF-1 | 137(100) | 5(3.6) | 125(91.2) | 7(5.1) |
| Average | | — (100) | — (5.3) | — (92.4) | — (2.3) |

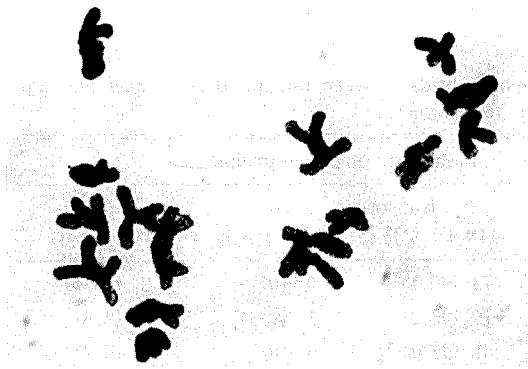
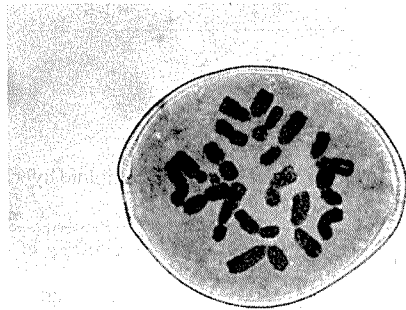
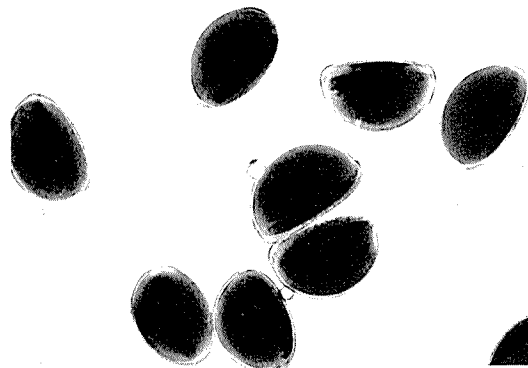
Fig. 78 Chromosome pairing at meiotic metaphase-I in a PMC of the hybrid between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*). 16_{II} . $\times 850$.Fig. 79 First pollen grain mitosis in a pollen grain of the hybrid between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*). Fourteen V-shaped chromosomes and two J-shaped chromosomes are apparent. $K_{(m)}=14V+J_1+J_2^I$. $\times 850$.Fig. 80 Pollen grains of the hybrid between the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* \times *A. fistulosum*). All of them are fertile. $\times 350$.

Table 17 Chromosome numbers of pollen grains and pollen fertility of hybrids between tetraploid *A. wakegi* and amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*).

| Plant number | Number of pollen grains observed | Frequency of pollen grains | | | | | | Pollen fertility (%) |
|-----------------|--|--------------------------------|-----------|-----------|---------|---------|---------|----------------------------|
| | | Chromosome number (<i>n</i>) | | | | | | |
| | | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 20 | |
| XYAF-1 | 108 (100) | 3 (2.8) | 12 (11.1) | 84 (77.8) | 7 (6.5) | 1 (0.9) | 1 (0.9) | 80.1 |
| XYAF-2 | 91 (100) | 1 (1.1) | 6 (6.6) | 78 (85.7) | 6 (6.6) | 0 (0) | 0 (0) | 85.4 |
| XYAF-3 | 117 (100) | 0 (0) | 13 (11.1) | 98 (83.8) | 6 (5.1) | 0 (0) | 0 (0) | 88.4 |
| Average | — (100) | — (1.3) | — (9.6) | — (82.4) | — (6.1) | — (0.3) | — (0.3) | 84.6 |

Table 18 Karyotypes of pollen grains (*n*=16) of hybrids between tetraploid *A. wakegi* and amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*).

| Plant number | Number of pollen grains observed | Frequency of pollen grains | | | |
|--------------|----------------------------------|---|--|---------------------------------------|---------------------------------------|
| | | Karyotype (<i>n</i>) | | | |
| | | 14V + J ₁ ¹ + J ₂ ¹ | 14V + J ₁ + J ₂ ¹ | 14V + J ₁ + J ₂ | 14V + J ₁ + J ₂ |
| XYAF-1 | 76 (100) | 1 (1.3) | 73 (96.1) | 0 (0) | 2 (2.6) |
| XYAF-2 | 78 (100) | 0 (0) | 75 (96.2) | 1 (1.3) | 2 (2.6) |
| XYAF-3 | 88 (100) | 2 (2.3) | 81 (92.0) | 0 (0) | 5 (5.7) |
| Average | — (100) | — (1.2) | — (94.8) | — (0.4) | — (3.6) |

Table 19 Seed setting characteristics in hybrids between tetraploid *A. wakegi* and amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*).

| Cross combination | | Number of flowers | Number of seeds | Percentage of ovules that developed into seeds | Number of seeds that germinated | Percentage of seeds that germinated |
|-------------------|----------|-------------------|-----------------|--|---------------------------------|-------------------------------------|
| | | pollinated | produced | | | |
| XYAF-1 | self | 127 | 115 | 15.1 | 91 | 79.1 |
| | × FF-1 | 78 | 227 | 48.5 | 207 | 91.2 |
| | × AAFF-1 | 182 | 184 | 16.8 | 163 | 88.6 |
| XYAF-2 | self | 136 | 139 | 17.0 | 120 | 86.3 |
| | × FF-1 | 89 | 115 | 21.5 | 99 | 86.1 |
| | × AAFF-1 | 104 | 106 | 17.0 | 87 | 82.1 |
| XYAF-3 | self | 190 | 175 | 15.4 | 140 | 80.0 |
| | × FF-1 | 82 | 134 | 27.2 | 123 | 91.8 |
| | × AAFF-1 | 211 | 186 | 14.7 | 167 | 89.8 |
| Average | self | — | — | 15.8 | — | 81.8 |
| | × FF-1 | — | — | 32.4 | — | 89.7 |
| | × AAFF-1 | — | — | 16.2 | — | 86.8 |

第3節 考 察

核型分析および減数分裂における染色体行動の観察結果から、4倍性ワケギと複2倍体の雑種は16対の相同染色体を有することが明らかとなった。この雑種の32本の体細胞染色体の中の16本は4倍性ワケギの配偶子に由来するので2倍性ワケギの体細胞染色体組(XY ゲノム)に相当し、他の16本は複2倍体の配偶子に由来するのでシャロットとネギの2倍性雑種の体細胞染色体組(AF ゲノム)に相当する。ところが、2倍性ワケギの体細胞染色体組およびシャロットとネギの2倍性雑種の体細胞染色体組のそれぞれの中には相同染色体は1対も含まれていないことが明らかにされている(第1, 4章参照)。したがって、4倍性ワケギと複2倍体の雑種が持つ16対の相同染色体はすべて互いに別の配偶子に由来した染色体で構成されていることは明らかである。このことから、ワケギのゲノム(XY)とシャロットとネギの雑種のゲノム(AF)とは1本の染色体の過不足もなく相同であると言えよう。

また、4倍性ワケギと複2倍体の雑種の大部分の花粉粒は染色体数が16で $K_m = 14V + J_1^{(4)} + J_2^{(7)}$ の式で表わされる核型を示し、この雑種は花粉稔性および種子稔性がともに高かった。したがって、この雑種では減数分裂において染色体対合に異常がないばかりでなく、その後の配偶子形成のすべての過程が順調に進行し、さらに、種子形成のすべての過程も順調に進行すると考えられる。このことから、ワケギのゲノム(XY)とシャロットとネギの雑種のゲノム(AF)

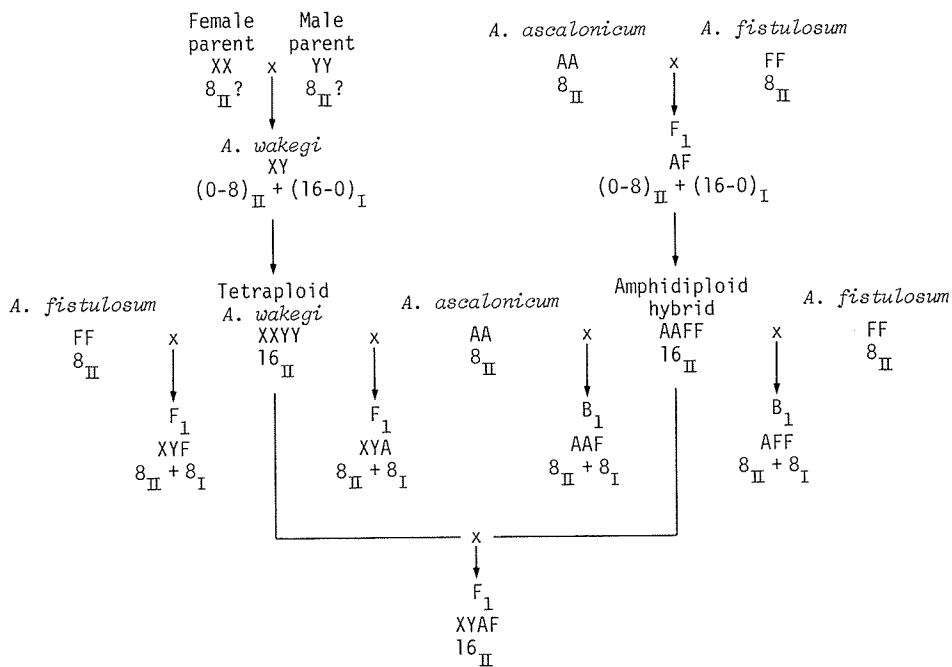


Fig. 81 Pedigree diagram showing the relationships between the genome constitution and the chromosome pairing of all the material plants examined in the present studies.

X, genome of the female parent of *A. wakegi*.

Y, genome of the male parent of *A. wakegi*.

A, genome of *A. ascalonicum*.

F, genome of *A. fistulosum*.

とは非常に高い相同性を有していると結論されよう。

本章の実験結果と第4章までの実験結果を合わせて考えると (Fig. 81 参照), ワケギはシャロットとネギを両親とする雑種第1代であることが実証されたと言えよう。

第6章 ワケギの細胞質の由来

— 葯の発育不全からの考察 —

第5章までに述べた研究によってワケギのゲノム構成が解明され、この植物はシャロットとネギを両親とする雑種第1代であることが明らかになったが、ワケギの起源に関して細胞遺伝学上重要な問題がもう一つ残されている。すなわち、ワケギの細胞質の由来の問題である。

一般に、雑種の両親間で細胞質の分化が進んでおれば、正逆交雑間で雑種第1代の形質の表現に差異が観察されることがあるので⁶⁰⁾、このような形質を指標として用いれば雑種の細胞質の同定が可能であると考えられる。第4章で述べたように、シャロットとネギの正逆交雑間では雑種第1代の葯の発達程度について顕著な差異が観察された。そこで、本章では葯の発達程度を指標形質としてワケギの細胞質の由来を検討した結果について述べる。

第1節 材料および方法

まず、シャロットとネギの正逆交雑間の葯の発達に関する差異を明らかにするとともに、これらの雑種とワケギの葯の発達程度を比較するためにつぎの植物を供試し葯の発達を調査した (Table 20)。

(イ) シャロット(♀)とネギ(♂)の雑種

(ロ) ネギ(♀)とシャロット(♂)の雑種

(ハ) 抽苔・開花した14系統のワケギ

つぎに、葯の発達程度と細胞質およびゲノム構成との関連を検討するためにつぎの植物を供試し葯の発達を調査した (Fig. 87)。

(ニ) シャロット(♀)とネギ(♂)の雑種の染色体倍加株(♀)にシャロット(♂)およびネギ(♂)を戻し交雑して得られた3倍性雑種

(ホ) ネギ(♀)とシャロット(♂)の雑種の染色体倍加株(♀)にシャロット(♂)およびネギ(♂)を戻し交雑して得られた3倍性雑種

(ヘ) 4倍性ワケギ(♀)にシャロット(♂)およびネギ(♂)を交雑して得られた3倍性雑種

なお、材料(ニ)および(ホ)を作出するために用いた染色体倍加株は第2章で述べた染色体倍加法(b)によって新たに作出した植物であり、材料(ヘ)は第2章で述べた交配実験 (第6表参照) で得られた植物である。また、材料(ニ)、(ホ)および(ヘ)には正3倍体 ($2n=24$) のみをそれぞれ約25個体用いた。

葯の発達程度の調査にあたっては、第1章で述べた方法による葯の形態観察に加えて、一部の小花をパラフィン法⁶⁰⁾により連続切片にした後、サフラニンとファーストグリーンで染色し、葯を組織学的に観察した。

Table 20 Anther development in diploid hybrids (*A. ascalonicum* × *A. fistulosum*) and *A. wakegi*.

| Parental combination | | | Number of ^{a)} plants observed | Frequency of plants ^{b)} | | |
|----------------------|---|------|---|-----------------------------------|-----------|------------|
| | | | | Anther development | | |
| | | | | Entirely | Partially | Not at all |
| AA-1 | × | FF-1 | 105 | 105 | 0 | 0 |
| AA-2 | × | FF-2 | 37 | 37 | 0 | 0 |
| AA-2 | × | FF-3 | 20 | 20 | 0 | 0 |
| AA-3 | × | FF-3 | 22 | 22 | 0 | 0 |
| FF-1 | × | AA-1 | 86 | 34 | 1 | 51 |
| FF-2 | × | AA-2 | 71 | 51 | 20 | 0 |
| FF-3 | × | AA-2 | 45 | 18 | 12 | 15 |
| FF-3 | × | AA-3 | 12 | 2 | 4 | 6 |
| <i>A. wakegi</i> | | | 14 | 0 | 9 | 5 |

^{a)} Number of clones observed is given in the case of *A. wakegi*.

^{b)} Frequency of clones is given in the case of *A. wakegi*.

第2節 実験結果

1 シャロットとネギの雑種およびワケギの葯の発達

シャロットとネギの正逆交雑で得られた雑種およびワケギの葯の発達程度の調査結果を Table 20 に示した。シャロットを母親とする交配組合せで得られた雑種はいずれも葯が良く発達した。一方、ネギを母親とする交配組合せで得られた雑種の17～72%では葯が良く発達したが、残りの83～28%では葯の発育不全が観察された。また、ワケギではすべての系統において

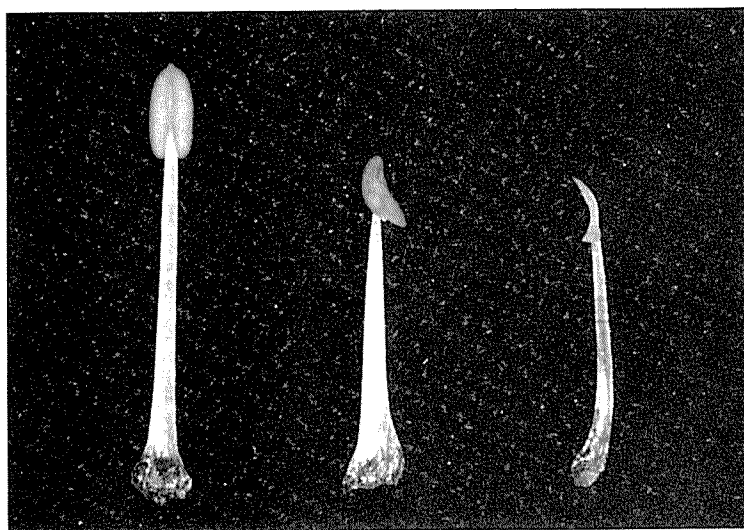


Fig. 82 Anthers of the diploid hybrid (*A. fistulosum* (♀) × *A. ascalonicum* (♂)). Left one develops entirely, center one develops partially, and right one does not develop at all. ×6.

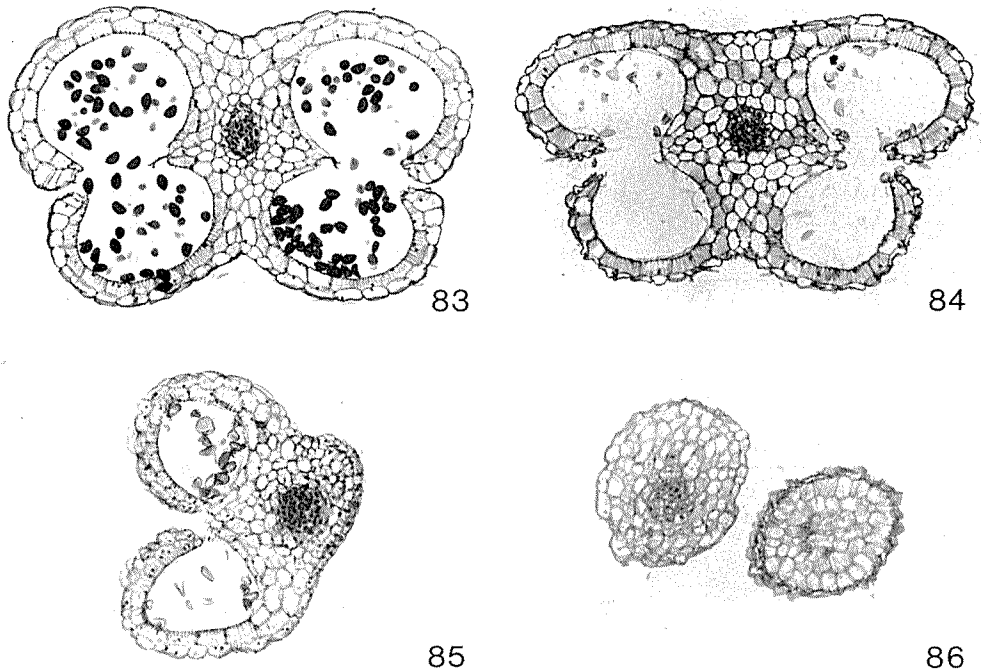


Fig. 83 Transverse section of an anther of *A. fistulosum*. It has four loculi and contains many fertile pollen grains. $\times 75$.

Fig. 84-86 Transverse sections of anthers of the diploid hybrids (*A. fistulosum* (♀) \times *A. ascalonicum* (♂)). Fig. 84. The anther has four loculi, but it contains no fertile pollen grains. Fig. 85. It has only two loculi (one theca) and contains no fertile pollen grains. Fig. 86. Two sections are seen, but they have no loculi. $\times 75$.

葯の發育不全が觀察された。

組織学的觀察の結果、葯の發育不全の様相はネギを母親とする雜種とワケギでは基本的に同じであった。すなわち、これらの植物で觀察された葯の發育不全は、花粉のう内の一部の組織の異常（例えばタペタムの異常）とは異なり、花粉のう自身の發達不良であった。葯の發育不全が軽度の場合は花粉のうの一部分のみの發達が悪く他の部分は正常であったが、發育不全の程度が進むにつれて花粉のうの数までが減少し、發育不全が重度の場合は花粉のうがまったく發達せず、葯は横断面がほぼ円形で柔細胞のみからなる糸状片となっていた (Fig. 82~86)。なお、發育不全が軽度の葯では花粉のうが良く發達した部分の葯腔内に花粉粒が觀察されたが、發育不全が重度の葯では葯腔が分化しないので花粉粒はまったく形成されなかった。

シャロットとネギの雜種およびワケギの葯の發達程度はこれらを染色体倍加してもほとんど影響を受けなかった (Fig. 87)。

2 3倍性雜種の葯の發達

3倍性雜種およびその交配親の葯の發達程度の調査結果をそれぞれの材料の細胞質およびゲノム構成とともに Fig. 87に示した。ここで、3倍性雜種は、シャロットとネギの雜種の染色体

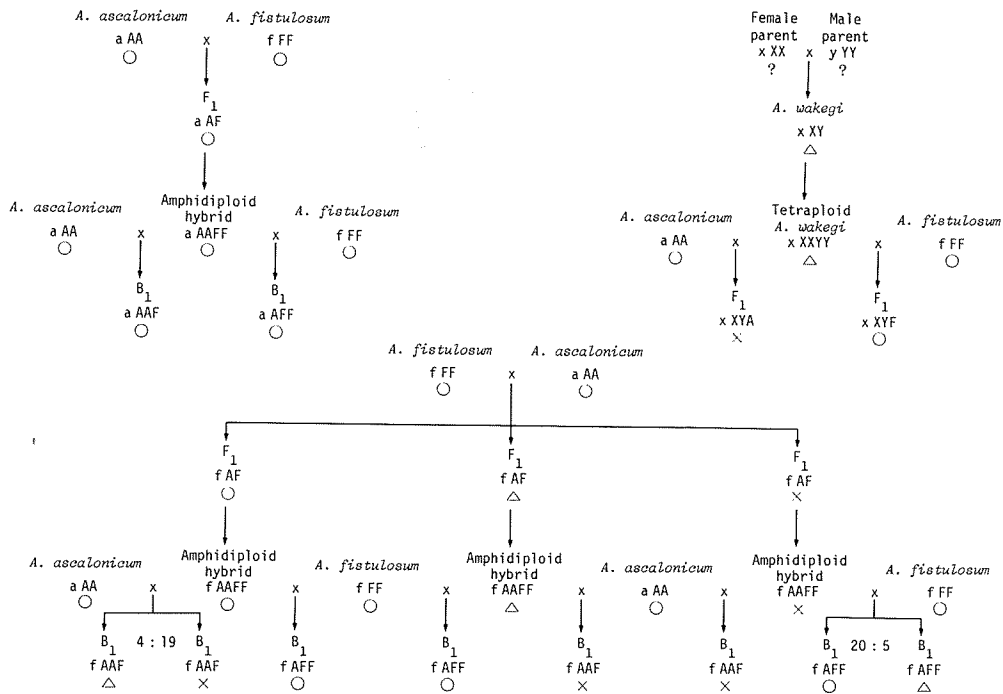


Fig. 87 Pedigree diagrams showing the relationships between the anther development and the combination of genomes and cytoplasm.

- x, cytoplasm of the female parent of *A. wakegi*.
 y, cytoplasm of the male parent of *A. wakegi*.
 a, cytoplasm of *A. ascalonicum*.
 f, cytoplasm of *A. fistulosum*.
 O, Anthers develop entirely.
 Δ, Anthers develop partially.
 X, Anthers do not develop at all.

倍加株あるいはワケギの染色体倍加株にシャロットおよびネギを交配して得られたが、細胞質およびゲノム構成上はシャロットとネギの雑種 (aAF, fAF) あるいはワケギ (xXY) にシャロットのゲノム (A) あるいはネギのゲノム (F) が添加された植物であるとみなすことができる。したがって、この見方に立つと Fig. 87はつぎのように理解することができよう。

シャロットの細胞質を持つ雑種 (aAF) にシャロットのゲノム (A) あるいはネギのゲノム (F) を添加しても葯の発達程度に変化はなくいずれも葯が良く発達した (Fig. 88)。一方、ネギの細胞質を持つ雑種 (fAF) にシャロットのゲノム (A) を添加すると、雑種の葯の発達が良かった場合 (fAF O) は新たに葯の發育不全が引き起こされ、雑種ですでに葯の發育不全が見られた場合 (fAF Δ, X) はその程度が重くなった (Fig. 89)。また、ネギの細胞質を持つ雑種 (fAF) にネギのゲノム (F) を添加すると、雑種の葯の発達が良かった場合 (fAF O) は葯の発達程度に変化はないが、雑種で葯の發育不全が見られた場合 (fAF Δ, X) はその程度に応じてそれは解消されるか軽くなった (Fig. 89)。つぎに、ワケギ (xXY) にシャロットのゲノム (A) を添加すると葯の發育不全はひどくなり、ネギのゲノム (F) を添加すると葯の發育不全は解消された (Fig. 39, 42)。

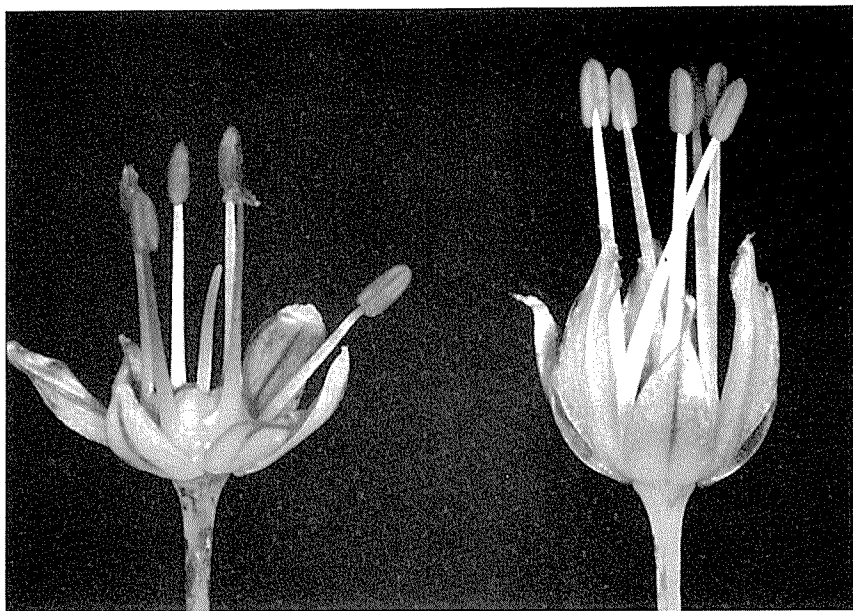


Fig. 88 Flowers of the first backcrosses of the amphidiploid hybrid (*A. ascalonicum* (♀) × *A. fistulosum* (♂)). Left, backcross to *A. ascalonicum*. Right, backcross to *A. fistulosum*. Anthers develop entirely in both flowers. ×4.

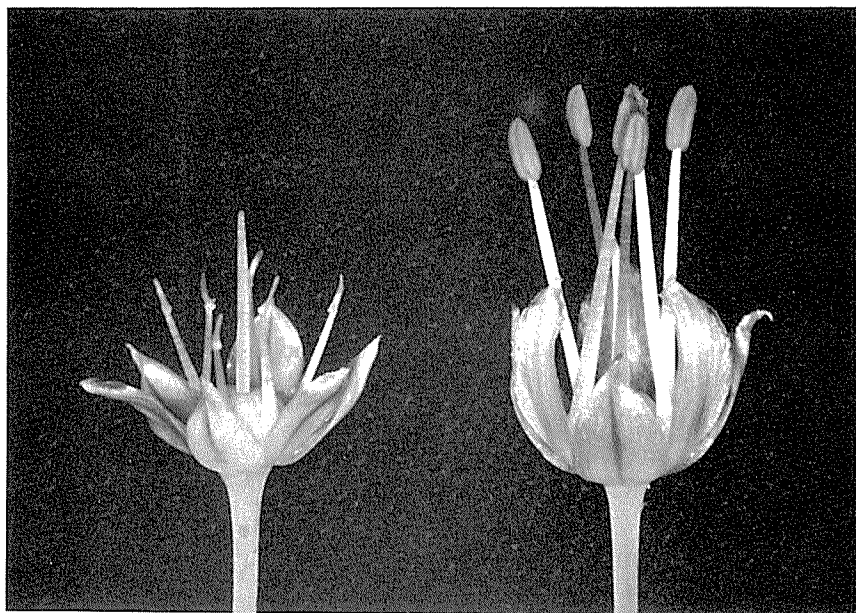


Fig. 89 Flowers of the first backcrosses of the amphidiploid hybrid (*A. fistulosum* (♀) × *A. ascalonicum* (♂)). Left, backcross to *A. ascalonicum*. Right, backcross to *A. fistulosum*. Anthers do not develop at all in the left flower while develop entirely in the right flower. ×4.

第3節 考 察

1 葯の発育不全の原因

シャロット (aAA) とネギ (fFF) の正逆交雑間で雑種の葯の発達に関して差異があり、ネギを母親とする雑種 (fAF) でのみ葯の発育不全が観察されたことから、この現象にはネギの細胞質 (f) が関与していると考えられる。また、ネギを母親とする交雑のすべての組合せで葯の発育不全が観察されたので、この現象はネギの特定の系統のみが持つ細胞質因子が関与して引き起こされるのではないことも明らかである。そこで、シャロットとネギの雑種 (aAF, fAF) にシャロットのゲノム (A) あるいはネギのゲノム (F) を添加する実験を行なったところ、ネギの細胞質を持つ雑種 (fAF) にシャロットのゲノム (A) を添加した場合にのみ葯の発育不全が引き起こされた。したがって、本研究で観察された葯の発育不全はネギの細胞質 (f) とシャロットのゲノム (A) の間の遺伝的不調和によって引き起こされると結論されよう。

なお、ネギの細胞質 (f) を有する雑種の葯の発育不全の発現については雑種が持つシャロットのゲノム (A) とネギのゲノム (F) の比から見ることもできる。すなわち、葯の発育不全はゲノム比が 1 : 2 の植物 (fAFF) ではほとんど発現せず、1 : 1 の植物 (fAF, fA AFF) では個体間で発現の程度が大きく異なり、2 : 1 の植物 (fAAF) では全個体において強く発現している。これらのことから、葯の発育不全の発現は構成ゲノムの量的関係によって大きく左右されると言えよう。また、ゲノム比が 1 : 1 の場合には葯の発育不全の程度が個体間で大きく異なることから、この現象の発現は個々の個体が持つ遺伝子の組合せによっても微妙な影響を受けると考えられる。

2 ワケギの細胞質の由来

第5章までの結果から、ワケギ (xXY) の両親はシャロットとネギであるとすれば、ワケギの細胞質 (x) はこれらのいずれかに由来することは明らかである。ところが、本章の実験結果では供試したすべてのワケギ系統がネギの細胞質を持つ雑種 (fAF) で観察されたのと同様な葯の発育不全を示したのに加え、ワケギはシャロットのゲノム (A) と葯の発達に関して遺伝的不調和を引き起こす細胞質、すなわち、ネギの細胞質 (f) に類する細胞質を持っていた。したがって、ワケギの細胞質 (x) はネギに由来すると結論されよう。

本章までのすべての結果から、ワケギ (xXY) はネギ (fFF) を母親にシャロット (aAA) を花粉親に持つ雑種第1代 (fAF) であることが実証されたと言えよう。

総 合 考 察

ワケギの起源を明らかにするために細胞遺伝学的研究を行なった結果、本植物はネギを母親にシャロットを花粉親に持つ雑種第1代であるという結論を得た。そこで、本考察ではこの結論に立脚してワケギに関する2, 3の一般的問題について考察を加えたい。

1 ワケギの変異

ワケギの核型については大きな変異は観察されなかったが、付随体領域に関して変異が観察された。同様な核型上の変異がシャロットとネギの人工雑種においても観察された。これらの人工雑種の場合、J₁染色体(シャロットに由来する)の付随体欠如の主因としては、交配親とし

て用いたシャロットのJ形染色体がいずれも付随体を有していたことから判断して、アンフィプラスティー⁶⁷⁾が考えられる。また、J₂染色体(ネギに由来する)の付随体欠如は交配親として用いたネギが付随体欠失型であった場合に出現していることから判断して、その主因は交配親が付随体欠失型であったことにありと考えられる。したがって、ワケギの多くの系統で見られたJ₁染色体の付随体欠如の主因としてもアンフィプラスティーが考えられ、少数の系統で見られたJ₂染色体の付随体欠如の主因もこれらの系統の成立に直接関与したネギの系統が付随体欠失型であったことにありと考えられる。

ワケギの花粉母細胞の減数分裂第1中期における2価染色体および染色体断片の出現頻度については著しい系統間差が観察された。したがって、ワケギの系統間には染色体対合に関する遺伝子変異あるいは核型上の顕著な変化は引き起こさない程度の染色体の構造的変異が少なからず存在していると考えられる。

ワケギの形態的あるいは生態的な系統間差については藤枝ら¹⁷⁾によって詳しい調査が行なわれている。それによると、ワケギでは形態のみならず、種球のほう芽の早晚、冬季の生長性、耐寒性、球形成の様相、抽苔性、倒伏の早晚など多くの性質について系統間差が認められ、西日本、台湾および韓国から収集された202点の収集系統がこれらの形質の差異によって22の品種に整理され、さらに、これらの品種は温帯適応型である‘本土系’と亜熱帯適応型である‘南方系’の二つの生態型に大きく分けることができたという。また、大久保ら⁷⁵⁾はワケギの球形成に及ぼす日長、温度および土壌水分の影響について調査を行ない、上記の‘本土系’は‘南方系’より球形成に対して低温要求性が強く、‘南方系’は‘本土系’より土壌の乾燥条件に対して敏感な球形成反応を示すことを明らかにした。さらに、筆者が本研究において取り扱ったワケギ系統でも球色、草丈、分けつ性、抽苔性など多くの形質について著しい系統間差が認められた。これらの形態、生態あるいは生理的な系統間差はワケギに多様な遺伝的変異が存在することを示している。

以上に述べたワケギの変異の一部は一方あるいは両方の祖先種の異なる系統に由来する可能性が大きい。例えば、ワケギの系統は球色について白色と紫色の2群に分けることができるが¹⁷⁾、これらの系統の成立にはシャロットの白玉系統および紫玉系統^{31,74,96)}がそれぞれ関与したと考えることができる。したがって、ワケギの起源には祖先種の中の複数の個体または系統が関与したと考えられる。一方、ワケギは数千年の間栄養繁殖のみによって維持・栽培されてきたので、この間に遺伝子突然変異および染色体突然変異を蓄積してきたであろうし、自然淘汰あるいは人為淘汰を受けてきたにちがいない。結局、ワケギの祖先種がもともと持っていた変異が交雑によって種々に組み合わせられるとともに、雑種(ワケギ)自身が体細胞突然変異を蓄積しつつ変異を豊富にし、これらの変異はワケギが生殖的に隔離されているために混交することなく保持されてきたと考えられる。栽培上はこれらの遺伝的変異が主要因となって、わが国における早生品種と晩生品種の分化、さらには、藤枝らの言う‘本土系’と‘南方系’のような生態型の分化が進行したと言えよう。

2 ワケギの植物分類上の取扱い

宮崎安貞⁶²⁾は『農業全書』の中で「葱は冬を大葱と云ふ。春夏を小葱と云ふ。春夏葱は糞培手入れ次第に、いか程科の内を分け取りても、又もとのごとく数多くさかゆるゆへに、わけぎと名付くるなるべし」と述べて、‘わけぎ’をネギの一つに数えるとともに、その語源についてふれている。さらに、宮崎安貞は「わけぎ是に春と夏との二色あり。……(中略)……先春葱をうゆる事、是は三四月には葉は枯れてつぶだちたる根土中にあり。夫をほり出し、其中にて実り

のよきを日に干し、よく干たる時、ふごなどに入れて火をたく上につり置き、七八月畦作りし、是もがんぎを少し深く切り、大葱よりは少ししげくうへ、……（中略）……夏わけぎもうゆる法前に同じ。灰糞を多く用ゆべし。是は春に成りて分けてうゆべし。四五月さかへて六月枯る。是根土中にありて春に成りて新葉青く出でて夏さかゆ。春葱にくらぶれば細く味も劣れり。蕎麦切に入れては是にしく事なし。三月分けてうゆべし」とも述べている。ここで、‘春葱’は明らかにワケギであるが、‘夏わけぎ’は分けつ性のネギであると考えられる。したがって、宮崎安貞は植物分類上は異なる2種類の植物を‘わけぎ’に含めたことになる。一方、貝原益軒³⁶⁾は『大和本草』の中で「葱ハ本邦四種アリ大葱ワケギカリギアサツキナリ比中大小冬夏ノ異アリ……（中略）……小葱二種アリ根トモニ分テ取アリワケギト云是冬葱ナリ夏葱ヨリ味性マサレリ三月以後老テ不堪食本草ニ凍葱夏枯ルト云是也」と述べている。したがって、貝原益軒は‘ワケギ’をネギの一つとする点では宮崎安貞と同じ取扱いをしているが、‘ワケギ’としては現在のワケギと考えられる1種類の植物を当てている。『農業全書』と『大和本草』は江戸時代中期のほぼ同じ時期に著わされた書であるが、前者は農作物の実際栽培の指導書として書かれているので、植物名として当時の通称をも尊重していると考えられるのに対して、後者は博物学的知識をまとめた本草書であり、『本草綱目』中の植物との考証が重視されている点で両書は異なっている。しかし、両書間に見られる‘ワケギ’の範ちゅうに関する不一致は当時すでにワケギの分類上の取扱いに混乱があったことを示すものとして興味深い。さらに、小野蘭山⁷⁶⁾は『本草綱目啓蒙』の中で葱についての〔集解〕として「冬葱ハワケギト呼ブオホ子ギヨリハ葉細シ実ヲ結バズ故ニ苗ヲ分テ栽ユ」と述べ、ワケギが不稔であることを明言しているが、ワケギをネギの中に入れることでは前述の宮崎安貞および貝原益軒と軌を一にしている。以上に述べたことから明らかなように江戸時代末期までのわが国ではワケギはネギの一つとして取り扱われていた。

わが国で最初のリネ式分類による植物図説である『草木図説』の中で飯沼慾斎²³⁾はワケギをネギとは別の項目として取り上げ、次のように記載している。「葱ト同形ニシテ草細小。臭気亦少シ。八月根ヲ分テ栽ユ。二三月ニ至テ最繁茂シ可食。初夏ニ至テ漸ク衰フ。時ニ根ヲ掘リ簞下ニ掛ケオキ八月下地スルヲ佳トス。若不爾シテ常ニ地中ニアレバ反テ繁殖セズ。比品多クハ不結実シテ根ヨク繁殖シ分之栽ユ。故ニワケギノ名アリ。稀ニ三四月ニ莖ヲ抽キ伸テ葉上ニ至リ花ヲツク。苞三裂形略アサツキノ花ノ如シテ稍小。瓣短シテ白色瓣心緑條アリ。子室扁円三縦道アッテ一柱。雄蕊六葇荑淡黄微綠色ニシテ瓣上ニ出」。この記述はワケギに対するものとしては実に正確であり、特に、ワケギの花の形をネギに似るとせずアサツキに似るとした点はワケギの花の特徴を言い得ていて重要である。この記載文と図から判断して、飯沼慾斎はワケギとネギとの相異を的確に認識していたと考えられる。しかも、飯沼慾斎はワケギについて「アユインノ一種ナレドモ西書中未見載此種」と付記しラテン名はあてていない。なお、夏葱については同書の中のネギの項目の中で「一種夏葱一名漢葱ト云アリ。形状本條ニ同フシテ小。花実ノ形亦全同ジ。此種ハ夏時盛ニ芽ヲ出シ分テ採テ愈繁茂ス。故ニ夏中ノ用ニ佳トス。形状只小ニシテ異ナシ。故ニ図ヲ別ニセズ」と述べている。筆者（未発表）が‘夏葱’あるいは‘わけぎ’と通称されている分けつ性ネギ数系統と九条ネギとを人工交配したところ、これらは良く交雑し、雑種の稔性はいずれも高かった。したがって、夏葱をワケギから明確に区別し、その花器の形態からネギの中に入れて飯沼慾斎の取扱いは当を得ていると言えよう。

Makino⁵³⁾は国際植物命名規約(1867)が制定された後、初めてこの規約に基づいてワケギについて記載を行なった。Makinoはこの植物をネギの変種として分類し、*A. fistulosum* L. var. *caespitosum* Makino と命名した、その際、Makinoは前述の飯沼慾斎のワケギの図を引用しな

がらも、次のように記載した。‘Densely caespitose, attaining about 40 cm. in height. Bulb, leaves, umbel (about 3 cm. across), and flowers smaller, but the form and color as in the type.…….’ ここで、Makino はワケギの鱗茎、葉、花序および小花について形および色がネギと同様であるとしているが、この記述は明らかにワケギの実際の形態に相反している。また、Makino はこの植物を記載するにあたって用いた標本の採取地を現在の東京都荻窪の近くであるとしている。ところが、ワケギは耐寒性があまりないので東日本での露地栽培は困難であり、関東地方では分けつ性ネギが‘わけぎ’の通称を持って古くから栽培されてきた(今日ではこれらのネギは‘わけねぎ’などと称され、いわゆるワケギと混同されることは少なくなっている¹⁰⁾)。したがって、これらのことを考え合わせると、Makino が *A. fistulosum* L. var. *caespitosum* Makino と命名・記載した植物はワケギではなくて分けつ性ネギの一つであったにちがいない。なお、Makino がワケギとネギの形態上の相異を正しく認識していなかったことは次の事実からも確認される。すなわち、牧野²⁴⁾は『増訂草木図説』の中で原著者飯沼慾斎のワケギに関する記載文(前述)に対して「〔補〕子ギノ一変種ニシテ固ヨリ自生ナク獨ニ栽培セラルルニ過ギズ。高サー一尺ニ過ギ密ニ叢生シ以テ株ヲ成ス。襲重鱗茎、葉、繖花竝ニ花ハ之ヲ子ギニ比スレバ小ナレドモ其形色ハ相同ジ」の一文を特に付け加えている。この補足文は飯沼慾斎が明記したワケギとネギの形態上の相異を明らかに打消している。学名 *A. fistulosum* L. var. *caespitosum* Makino はワケギの学名として今日最も一般的に使用されているが、この学名は Makino の以上のようなワケギに対する誤認の下で命名されていることから、ワケギの正当名としては適当でないと考えられる。

わが国で洋書の研究と紹介あるいは南方への植物探検が盛んとなりシャロットの存在が知られるようになると、この植物とワケギとが混同されるようになった。例えば、加茂¹¹⁾は De Candolle, A. 著 ‘Origine des plantes cultivées’ を翻訳するにあたり、*A. ascalonicum* L. (Echallote, Shallot, Schalotte) に対して和名ワケギを当てている。また、喜田³⁷⁾をはじめとするわが国の研究者および中国の研究者がワケギに対して学名 *A. ascalonicum* L. を用いていることは緒論において述べたとおりである。しかし、本研究の結果からシャロットはワケギの祖先種の一つであることが実証されたので、ワケギをシャロットの一つに加え、学名として *A. ascalonicum* L. を用いるのは適当でないことは明らかである。

前述の Makino 以後に国際植物命名規約に基づいてワケギの植物分類上の位置付けを発表した研究者は Araki³⁾のみである。Araki はワケギをシャロットおよびネギのいずれとも異なる植物であり種に相当すると考え、これに *A. wakegi* Araki と命名した。また、Araki は Makino が *A. fistulosum* L. var. *caespitosum* Makino と命名した植物はカリギ(分けつ性ネギの一つ)に相当するとして、この学名を改組してカリギの学名として残した。Araki のワケギに関する記載は詳細かつ正確であり、Makino の記載に見られたような問題は存在しないが、本研究の結果から明らかのように、この植物はシャロットとネギの雑種第1代であり、完全な不稔性を有しているので、この植物を種として取り扱うことには問題がないわけではない。しかしながら、ワケギが有する無性生殖による遺伝質の永続性、染色体倍加による自殖種子稔性回復の可能性、あるいは、多くの植物が有性生殖に欠陥があるにもかかわらず種としての取扱いを受けている植物分類学の現状などを考慮すれば、この植物は植物分類上種として取り扱われるのに価するであろう。したがって、ワケギの学名としては *A. wakegi* Araki を当てるのが最も妥当であると考えられる。

3 今後の研究課題

木原³⁹⁾は栽培植物の起原論を大別するとつぎの5段階に分けられるとしている。

- 1) 祖先種(野生型)の探求
- 2) 栽培をはじめた土地(発祥地)
- 3) 栽培をはじめた年代
- 4) 栽培による形態学的、生理学的変化
- 5) 発祥地から、他地方への伝播経路とその年代

このような栽培植物起源論から見れば、本研究の結果はワケギについて1)の段階を解明したことになる。ワケギに関する2)以下の段階に言及した研究がわずかに有るが^{37,41,84)}、いずれもこの植物とシャロットあるいはネギとが混同されており、その起源論としては体を成していない。そこで、2)以下の段階の究明が今後の重要な研究課題となるが、そのための研究には植物形態学や細胞遺伝学のみならず考古学、民族植物学、言語学、植物地理学、生態学、生化学など多くの分野の研究手法の併用が必要であろう^{11,34,79,80,87,98)}。なお、ワケギに関する言語学的あるいは植物地理学的調査はすでに着手されている^{54~56,68)}。

また、ワケギに関する2)以下の段階の研究はその祖先種、すなわち、シャロットおよびネギの栽培植物としての起源の研究と切り離して考えることはできないであろう。シャロットの野生型は知られていないが、この植物とタマネギがごく近縁であることが細胞遺伝学的に明らかにされている^{4,5,96,100)}。また、シャロットとタマネギの関係は古くから論議され、De Candolle¹¹⁾はシャロットはタマネギが変化して生じたと述べている。一方、シャロットはタマネギより原始的であり、古い起源を持つとする考えもある²⁾。さらに、シャロットの学名 *A. ascalonicum* L. を無効とする研究者があり⁸⁵⁾、この植物を独立した種としてではなく、*A. cepa* L. の中の1グループ、*A. cepa* L. (Aggregatum group)、として取り扱う研究者もある³³⁾。いずれにしても、シャロットとタマネギは起源論上切り離して考えることができないが、これまでにタマネギとの類縁性が検討されたネギ属野生種はいずれもタマネギと稔性を有する雑種を形成せず^{57,58,81)}、タマネギの野生型も明らかにされていない。ネギの起源に関する論議も古く、De Candolle¹¹⁾は、*A. altaicum* Pall. がネギの野生型であり、この植物の自生地であるシベリアがネギの原産地であると述べている。一方、Prokhanov⁷⁸⁾は、*A. altaicum* Pall. はネギとは異なる植物であり、両者は野生型と栽培型の関係にはないとしている。いずれにしても、両者がごく近縁であることが細胞遺伝学的に確かめられているので^{25,100)}、*A. altaicum* Pall. はネギの起源と何らかのかかわりを持ち⁵⁹⁾、ひいてはワケギの起源ともかかわりを持っていると考えられる。

セイタカヤグラネギ *A. aobanum* Araki, *A. cepa* L. var. *viviparum* (Metzg.) Alef. はタマネギとネギの雑種第1代であると推定されているが^{16,29,30,49,100)}、前述のようにシャロットとタマネギはごく近縁であることから、ワケギとこの植物は起源論上類似した取扱いをすることができよう。ただし、ワケギとセイタカヤグラネギは栽培歴および分布が大きく異なっているため、両者を対比した2)以下の段階の研究には大いに興味を持たれる。

以上に述べたことを考え合わせると、今後は前述の諸分野の研究手法を併用し、ワケギ、シャロット、ネギおよびこれらと近縁な植物を含めた起源論を究明していく必要がある。

4 新しい葉ネギ類の育種

現存のワケギでは今日の葉ネギ類の需要に答えられないことは緒論において述べたとおりで

あるが、本研究においてワケギの起源が明らかにされたことから、この植物を素材とした新しい葉ネギ類の育種が期待される。まず、ワケギの成立過程を原理的に応用した育種が考えられる。すなわち、シャロットおよびネギの多くの系統を各地から収集し、これらの中の有用な遺伝子を持つ系統間で交雑を行なうことによって、現存のワケギよりすぐれた形質を持つ品種を作出することが可能であろう。この場合、シャロットあるいはネギの雄性不稔系統を同時に探索し、これを交配親に利用すれば雑種種子を安定して得ることができるので、種子繁殖性のワケギ品種を育成することも可能であろう。さらに、有用な遺伝子を持つ現存のワケギ系統あるいは新たに合成したワケギ系統の染色体を倍加し、稔性を回復させることによって自殖性品種の育成も期待できる。ワケギの種子繁殖が可能となれば、栄養繁殖のくり返しによる品種の退化あるいは罹病から免れることができるし、実生による新しい栽培方法の開発あるいは消費方法の拡大を図ることもできるであろう。また、稔性を回復したワケギと他のネギ属植物との雑種からまったく新しいタイプの葉ネギ類を育成することも可能であろう。かつてアメリカ合衆国において、タマネギおよびシャロットの耐病性の改良を目的として、これらとネギとの交雑が試みられたが、耐病性育種の手段としては成功しなかった^{8,9,12,32,35)}。しかし、このとき作出された倍数性雑種の一部は green onion の家庭菜園用品種として実際栽培に利用されている^{33,59)}。葉ネギ類の消費が多いわが国ではこのような種間雑種の利用価値はさらに高いと考えられる。

筆者は以上のような観点に立つて本研究の過程で作出された種々の雑種について葉ネギ類としての有用性をすでに検討中である。

摘 要

ワケギの起源を明らかにするために細胞遺伝学的研究を行ない、以下に要約する結果を得た。

1. ワケギの核型は $K_{(2n)}=14V+J_1^{(v)}+J_2^{(v)}$ の式で表わされ、基本数が8である2倍性を示したが、同形・同大の染色体は1対も観察されなかった。また、ワケギの減数分裂第1中期(MI)においては1価染色体と異形2価染色体のみが観察され、花粉稔性、種子稔性ともになかった。したがって、ワケギは異質2倍体であり、雑種として成立したと考えられる。また、シャロットおよびネギは形態的にワケギと共通性を持ち、シャロットの基本核型 $(7V+J_1^{(v)})$ とネギの基本核型 $(7V+J_2^{(v)})$ を合成するとワケギの核型と良く似た核型になることから、これらがワケギの祖先種であると推定される。

2. 複2倍体化によるワケギの稔性回復を期待して作出した4倍性ワケギは、MIにおいて16nの対合型を示したにもかかわらず、花粉稔性および自殖種子稔性がなかった。しかし、4倍性ワケギはシャロットおよびネギとの交雑種子稔性を有し、両者との雑種を形成した。

3. 4倍性ワケギとシャロットの雑種の核型は $K_{(2n)}=21V+J_1^{(v)}+J_1^{(v)}+J_2^{(v)}=2(7V+J_1^{(v)})+(7V+J_2^{(v)})$ の式で表わされ、4倍性ワケギとネギの雑種の核型は $K_{(2n)}=21V+J_1^{(v)}+2J_2^{(v)}=(7V+J_1^{(v)})+2(7V+J_2^{(v)})$ の式で表わされた。また、両者のMIにおける対合型はともに $8_{II}+8_I$ であった。したがって、ワケギ(ゲノム構成をXYと仮定する)はシャロットのゲノム(A)と相同なゲノムおよびネギのゲノム(F)と相同なゲノムを持つと考えられる。

4. シャロットとネギは人工交雑により容易に雑種を形成し、雑種(AF)の形態、核型および減数分裂における染色体行動はワケギのそれらと良く似ていた。さらに、シャロットとネギの複2倍性雑種(AAFF)および3倍性雑種(AAF, AFF)の減数分裂における染色体行動はそれぞれ4倍性ワケギ(XXYY)および4倍性ワケギとシャロットおよびネギとの雑種(XYA, XYF)のそれらと良く似ていた。したがって、ワケギはシャロットとネギの雑種第1代

である可能性が大きい。

5. 4 倍性ワケギと複 2 倍体 (シャロット×ネギ) の雑種 (XYAF) の核型は $K_{(2n)}=28V+J_1+J_1+2J_2=2(14V+J_1^{(1)}+J_2^{(1)})$ の式で表わされ, MIにおける対合型は 16_{II} であった。また, 雑種の花粉粒の核型は $K_{(n)}=14V+J_1^{(1)}+J_2^{(1)}$ の式で表わされ, 雑種は花粉稔性, 種子稔性ともに高かった。したがって, ワケギのゲノム (XY) とシャロットとネギの雑種のゲノム (AF) は非常に高い相同性を有することが明らかであり, このことから, ワケギはシャロットとネギの雑種第 1 代であることが実証されたと考えよう。

6. シャロットとネギの正逆交雑で得た雑種の中のネギを母親とする雑種でのみ葯の発育不全が観察され, 雑種にシャロットのゲノム (A) あるいはネギのゲノム (F) を添加すると, ネギを母親とする雑種にシャロットのゲノム (A) を添加した場合にのみ葯の発育不全が引き起こされた。したがって, ネギの細胞質 (f) とシャロットのゲノム (A) は遺伝的不調和により葯の発育不全を引き起こすと考えられる。一方, 葯の観察に供試したワケギ系統のすべてが葯の発育不全を示し, ワケギにシャロットのゲノム (A) あるいはネギのゲノム (F) を添加すると, シャロットのゲノム (A) を添加した場合にのみ葯の発育不全が引き起こされた。したがって, ワケギはネギに由来する細胞質を持つと考えられる。

以上の結果から, ワケギはネギを母親にシャロットを花粉親に持つ雑種第 1 代として起源したと結論される。

謝 辞

本研究は九州大学農学部上本俊平教授の御指導のもとに取りまとめたものである。終始懇篤なる御指導と御鞭撻をいただいたことに対し謹んで感謝の意を表する。九州大学農学部藤枝國光教授, 大村武教授には本論文を取りまとめるにあたり多大な御教示と激励をいただいた。ここに深謝の意を表する。また, 本研究の計画当初より終始御指導と御力添をいただいた佐賀大学農学部宮崎貞巳助教授に深謝の意を表する。島田恒治佐賀大学名誉教授・前広島農業短期大学長には本研究の当初において, また, 佐賀大学農学部金澤幸三教授には本研究の後半において御指導と御高配をいただいた。ここに謹んで感謝の意を表する。岩手大学農学部岩佐正一教授には細胞遺伝学の手ほどきと激励をいただいた。ここに深謝の意を表する。さらに, 本研究の完成は佐賀大学農学部蔬菜・花卉園芸学研究室の諸氏の種々の御協力に負うところが大きい。記して感謝の意を表する。

引 用 文 献

- 1) Adaniya, S., K. Fujieda, E. Matsuo, and T. Ogawa (1978). Karyotypes and origin of *Allium wakegi*. *Chrom. Inf. Service* 24: 16-18.
- 2) 青葉高 (1982). ネギ属作物の起原とその育種. 日本育種学会編. 育種学最近の進歩 第23集, p. 58-67. 啓学出版. 東京.
- 3) Araki, Y. (1950). *Spicilegia Florae Nipponiae* (1). *Jour. Jap. Bot.* 25: 205-207.
- 4) Atkin, J. D. (1953). Genetic and cytological studies of the *Allium cepa* × *A. ascalonicum*. Ph. D. Thesis, Univ. Calif., Davis.
- 5) Battaglia, E. (1957). *Allium cepa* L., *A. ascalonicum* L., *A. fistulosum* L. : analisi cariotipica. *Caryologia* 10: 1-28.
- 6) 陳文郁 (1966). 分葱. 台湾省政府農林庁編. 農業要覧園芸作物輯蔬菜編, p. 338-343. 精華印書館. 台

- 湾。
- 7) 陳成 (1976). 葱属栽培物種核型演化之研究. 中華農学会報 97 : 32-44.
 - 8) Clarke, A. E. and H. H. Mc-Kay (1946). A cytological study of some triploid onion plants. *J. Hered.* 35: 130-136.
 - 9) Cochran, F. D. (1942). Cytogenetic studies of the species hybrid *A. fistulosum* and *A. ascalonicum* and its backcross progenies. Ph. D. Thesis, Univ. Calif., Davis.
 - 10) Davis, E. W. (1955). Nature of sterility in the amphidiploid *Allium cepa-fistulosum*. *Amer. J. Bot.* 42 : 41-48.
 - 11) ドゥ・カンドル (1883). 栽培植物の起原 (加茂儀一訳) 上巻. p. 157-163. 岩波書店. 東京.
 - 12) Emsweller, S. L. and H. A. Jones (1935). An interspecific hybrid in *Allium*. *Hilgardia* 9: 265-273.
 - 13) Emsweller, S. L. and H. A. Jones (1935). A gene for control of interstitial localization of chiasmata in *Allium fistulosum* L. *Science* 81: 543-544.
 - 14) Emsweller, S. L. and H. A. Jones (1935). Meiosis in *Allium fistulosum*, *Allium cepa* and their hybrid. *Hilgardia* 9: 277-294.
 - 15) 園芸学会編 (1979). 園芸学用語集 園芸作物名編. p. 10. 養賢堂. 東京.
 - 16) Fiskesjö, G. (1975). Chromosomal relationships between three species of *Allium* as revealed by C-banding. *Hereditas* 81: 23-32.
 - 17) 藤枝國光・安谷屋信一・大久保敬・高橋基一・松尾英輔 (1980). ワケギ (*Allium wakegi* Araki) の種内分化に関する研究. 園学雑. 49: 180-188.
 - 18) 深江輔仁 (918). 本草和名 第十八巻. 国立国会図書館所蔵.
 - 19) Fukushima, E., S. Iwasa, and T. Yoshinari (1964). On the basic karyotype of *Allium wakegi*. *Chrom. Inf. Service* 5: 5-6.
 - 20) 平田倭二・秋濱浩三 (1927). *Allium* 属数種植物二於ケル染色体数ニ就テ (予報). 植物学雑誌 41: 597-600.
 - 21) 人見必大 (1697). 本朝食鑑 (島田勇雄訳注) 1巻. p. 157-158. 平凡社. 東京.
 - 22) 本田正次 (1939). 日本植物名彙. p. 475. 三省堂. 東京.
 - 23) 飯沼慾斎 (1856). 草木図説 巻六. 国立国会図書館所蔵.
 - 24) 飯沼慾斎 (1856). 増訂草木図説 (牧野富太郎訂) 二輯. p. 473-476. 成美堂. 東京.
 - 25) 稲田委久子・岩佐正一 (1980). ネギ, ヤグラネギ及び *Allium altaicum* のギムザ染色による核型の変異とその遺伝. 園学要旨. 昭55秋 : 160-161.
 - 26) 井上頼数 (1970). ワケギ. 最新園芸大辞典編集委員会編. 最新園芸大辞典. p. 3149-3150. 誠文堂新光社. 東京.
 - 27) 石井勇義編 (1956). 園芸大辞典(6). p. 2662. 誠文堂新光社. 東京.
 - 28) Iwasa, S. (1964). Cytogenetic studies in the Wakegi, *Allium fistulosum* var. *caespitosum*. *Jour. Fac. Agr. Kyushu Univ.* 13: 165-177.
 - 29) 岩佐正一 (1970). やぐら性ネギ類の研究, 特にセイタカヤグラネギの成因について. 九州大学農学部学芸雑誌 25: 55-69.
 - 30) 岩佐正一・稲田委久子・鈴木柳子 (1979). ネギ, タマネギ, セイタカヤグラネギおよびワケギのギムザ染色による核型分析. 園学要旨. 昭54秋 : 194-195.
 - 31) 岩佐俊吉 (1980). 熱帯の野菜. p. 354-357. 養賢堂. 東京.
 - 32) Jones, H. A. and A. E. Clarke (1942). A natural amphidiploid from an onion species hybrid *Allium cepa* L. \times *A. fistulosum* L. *Jour. Hered.* 33: 25-32.
 - 33) Jones, H. A. and L. K. Mann (1963). *Onions and their allies*. p. 73-137. Leonard Hill [Books] Ltd., London.
 - 34) Jones, R. N. and H. Rees (1968). Nuclear DNA variation in *Allium*. *Heredity* 23: 591-605.
 - 35) Jones, S. T. and A. E. Kehr (1957). The cytology and plant characteristics of an amphidiploid derived from *Allium ascalonicum* \times *A. fistulosum*. *Amer. J. Bot.* 44 : 523-529.
 - 36) 貝原益軒 (1709). 大和本草 巻之五. 国立国会図書館所蔵.
 - 37) 喜田茂一郎 (1937). 蔬菜の研究. p. 506-509. 西ヶ原刊行会. 東京.
 - 38) Kihara, H. and I. Nishiyama (1930). Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. I. Genoma-affinitäten

- in tri-, tetra- und pentaploiden Weizenbastarden. *Cytologia* 1: 263-284.
- 39) 木原均 (1972). 作物, 家畜の起源と研究方法. 木原均・盛永俊太郎・篠遠喜人・筑波常治・内田亨・上野益三共著. 黎明期日本の生物史. p. 13-15. 養賢堂. 東京.
- 40) 広州蔬菜品種誌編写組編 (1974). 広州蔬菜品種誌. p. 182-184. 上海人民出版社. 上海.
- 41) 熊澤三郎・南川勝次 (1937). 台湾, 南支を中心とする蔬菜の研究(11). 農業及び園芸 12: 1149-1154.
- 42) 熊澤三郎 (1944). 支那の蔬菜(8). 農業世界 39: 70-73.
- 43) 熊澤三郎 (1953). 蔬菜園芸総論. p.49-58. 養賢堂. 東京.
- 44) 熊澤三郎 (1965). 蔬菜園芸学各論. p. 289-292. 養賢堂. 東京.
- 45) Kurita, M. (1952). On the karyotypes of some *Allium*-species from Japan. *Mem. Ehime Univ. Sect. II*, 1: 179-188.
- 46) Kurita, M. (1953). Further note on the karyotypes of *Allium*. *Mem. Ehime Univ. Sect. II*, 1: 369-378.
- 47) Kurita, M. (1953). Further note on the chomosomes of *Allium wakegi* Araki. *Mem. Ehime Univ. Sect. II*, 1: 389-392.
- 48) Kurita, M. (1958). Heterochromaty in the *Allium*-chromosomes. *Mem. Ehime Univ. Sect. II*, 3: 23-28.
- 49) Kurita, M. (1963). Heterochromaty in chomosomes of *Allium aobanum*. *Chrom. Inf. Service* 4: 4-5.
- 50) Levan, A. (1933). Cytological studies in *Allium*. IV. *Allium fistulosum*. *Svensk Bot. Tidskr.* 27: 211-232.
- 51) Levan, A. (1941). The cytology of the species hybrid *Allium cepa* × *A. fistulosum* and its polyploid derivatives. *Hereditas* 27: 253-272.
- 52) Maeda, T. (1937). Chiasma studies in *Allium fistulosum*, *Allium cepa* and their F_1 , F_2 and backcross hybrid. *Japan. Jour. Genet.* 13: 146-159.
- 53) Makino, T. (1905). *Allium fistulosum* L. var. *caespitosum* Makino. *Bot. Mag. Tokyo.* 19: 146.
- 54) 松尾英輔 (1974). ワケギおよびその近縁ネギ類に関する研究—九州地方におけるネギ類の識別と呼称—, 園学要旨. 昭49秋: 190-191.
- 55) 松尾英輔 (1975). ワケギおよびその近縁ネギ類に関する研究—南西諸島におけるネギ類作物の呼称—, 園学要旨. 昭50春: 126-127.
- 56) 松尾英輔 (1982). ワケギおよびその近縁ネギ類に関する研究—奄美大島におけるネギ類の識別と呼称—, 園学要旨. 昭57春: 172-173.
- 57) McCollum, G. D. (1971). Sterility of some interspecific *Allium* hybrids. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96: 359-362.
- 58) McCollum, G. D. (1974). Chromosome behavior and sterility of hybrids between the common onion, *Allium cepa*, and the related wild *A. oschaninii*. *Euphytica* 23: 699-709.
- 59) McCollum, G. D. (1976). Onion and allies. In: N. W. Simmonds (ed.) *Evolution of crop plants*. p. 186-190. Longman, London and New York.
- 60) Michaelis, P. (1954). Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. *Adv. Genet.* 6: 288-401.
- 61) 源順 (931). 倭名類聚抄 卷第十七. 国立国会図書館所蔵.
- 62) 宮崎安貞 (1697). 農業全書 卷之四. 国立国会図書館所蔵.
- 63) Morinaga, T. and E. Fukushima (1931). Chromosome numbers of cultivated plants III. *Bot. Mag.* 45: 140-145.
- 64) Murashige, T. and F. A. Skoog (1962). A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* 15: 473-497.
- 65) 永吉秀夫 (1972). ワケギ. 清水茂編著. 野菜の生態と作型. p. 421-424. 誠文堂新光社. 東京.
- 66) 並河功 (1952). 蔬菜種類編. p.215-217. 養賢堂. 東京.
- 67) Navashin, M. (1934). Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. *Cytologia* 5: 169-203.
- 68) 日本植物友の会編 (1972). 日本植物方言集 (草本類編). p.258. 八坂書房. 東京.
- 69) 西貞夫 (1972). 野菜の種類と分布. 清水茂編著. 野菜の生態と作型. p. 1-164. 誠文堂新光社. 東京.

- 70) 西山市三 (1961). 細胞遺伝学研究法. p. 149-157. 養賢堂. 東京.
- 71) 西山市三 (1961). 細胞遺伝学研究法. p. 160-163. 養賢堂. 東京.
- 72) 西山市三 (1961). 細胞遺伝学研究法. p. 249-254. 養賢堂. 東京.
- 73) 農林省振興局編 (1958). そ菜種子発芽試験法 (一覧表). 種苗検査年報 9:55.
- 74) Ochse, J. J. (1931). *Vegetables of the Dutch East Indies*. p. 441-446. Archipel Drukkerij Buitenzorg-Java.
- 75) 大久保敬・安谷屋信一・高橋基一・藤枝國光 (1981). ワケギ (*Allium wakegi* Araki) の球形成に関する研究. 園学雑. 50: 37-43.
- 76) 小野蘭山 (1806). 本草綱目啓蒙 卷之二十二. 国立国会図書館所蔵.
- 77) 小野雄三 (1935). ネギ属数種の染色体数. 遺伝学雑誌 11: 238-240.
- 78) Prokhanov, Y. (1930). A contribution to the knowledge of the cultivated Alliums of China and Japan. *Bull. Appl. Bot. Plant-Breed. Leningrad*. 24: 123-188.
- 79) Saghir, R. A., L. K. Mann, R. A. Bernhard, and J. V. Jacobsen (1964). Determination of aliphatic mono- and disulfides in *Allium* by gas chromatography and their distribution in the common food species. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 84: 386-398.
- 80) Saghir, R. A., L. K. Mann, M. Ownbay, and R. Y. Berg (1966). Composition of volatiles in relation to taxonomy of American Alliums. *Amer. J. Bot.* 53: 477-484.
- 81) Saini, S. S. (1966). Cytogenetic studies in some *Allium* species. Ph. D. Thesis, Univ. Calif., Davis.
- 82) 上海市農業科学研究所編 (1959). 上海蔬菜品種誌. p.191-194. 上海科学技術出版社. 上海.
- 83) 島田恒治・宮崎貞巳・田代洋丞・伊藤孝利 (1973). 組織培養による倍数性育種に関する基礎的研究 第2報 ワケギの茎頂培養産物の染色体調査. 園学要旨. 昭48秋: 154-155.
- 84) 白井光太郎 (1929). 植物渡来考. p.65. 岡書院. 東京.
- 85) Stearn, W. T. (1960). *Allium* and *Milula* in the Central and Eastern Himalaya. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Bot. Ser.* 2: 161-191, illus.
- 86) 田中克己・浜清 (1965). 顕微鏡標本の作り方. p. 47-91. 裳華房. 東京.
- 87) 田中正武 (1975). 栽培植物の起原. p. 47-51. 日本放送出版協会. 東京.
- 88) 田代洋丞・宮崎貞巳 (1976). 組織培養による倍数性育種に関する基礎的研究 第6報 コルヒチン添加培地によるワケギの茎頂培養. 園学要旨. 昭51秋: 102-103.
- 89) 田代洋丞・宮崎貞巳 (1977). 組織培養による倍数性育種に関する基礎的研究 第7報 培養生4倍体ワケギとネギとの雑種植物について. 園学要旨. 昭52春: 188-189.
- 90) 田代洋丞 (1977). ネギ属植物の細胞遺伝学的研究 第1報 ワケギの成立起源について1. 園学要旨. 昭52秋: 186-187.
- 91) Tashiro, Y. (1980). Cytogenetic studies on the origin of *Allium wakegi* Araki. I. Meiosis in *A. wakegi* and the interspecific hybrid between *A. fistulosum* L. and *A. ascalonicum* L. *Agr. Bull. Saga Univ.* 49: 47-57.
- 92) Tashiro, Y. (1981). Cytogenetic studies on the origin of *Allium wakegi* Araki. II. Fertility and meiotic behavior of the tetraploid *A. wakegi* and the amphidiploid hybrid between *A. ascalonicum* L. and *A. fistulosum* L. *Agr. Bull. Saga Univ.* 50: 85-95.
- 93) 田代洋丞・宮崎貞巳・金澤幸三 (1981). ネギ属植物の細胞遺伝学的研究 第4報 ワケギの細胞質の由来. 園学要旨. 昭56秋: 142-143.
- 94) Tashiro, Y., S. Miyazaki, and K. Kanazawa (1982). On the shallot cultivated in the countries of southeastern Asia. *Bull. Fac. Agr., Saga Univ.* 53: 65-73.
- 95) Tashiro, Y., S. Miyazaki, K. Kanazawa, and H. Hashimoto (1983). Cytogenetic studies on the origin of *Allium wakegi* Araki. III. Restoration of the fertility of *A. wakegi* by doubling the chromosome complement. *Bull. Fac. Agr., Saga Univ.* 55: 125-129.
- 96) Tashiro, Y. (1984). Genome analysis of *Allium wakegi* Araki. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 52: In press.
- 97) 田代洋丞 (1984). 4倍性ワケギと複2倍体 (シャロット×ネギ) との雑種の核型, 減数分裂及び稔性. 園学雑. 52: 印刷中.
- 98) ヴァヴィロフ, N. I. (1926). 栽培植物発祥地の研究 (中村英司訳). p.19-191. 八坂書房. 東京.

- 99) Ved Brat, S. (1965). Genetic systems in *Allium*. I. Chromosome variation. *Chromosoma* 16: 486-499.
- 100) Vosa, C. G. (1976). Heterochromatic patterns in *Allium*. I. The relationship between the species of the *cepa* group and its allies. *Heredity* 36: 383-392.
- 101) 綿原孝夫 (1977). ワケギ. 野菜園芸大事典編集委員会編. 野菜園芸大事典, p.1405-1410. 養賢堂. 東京.
- 102) 八楸利郎 (1973). ワケギ (分葱). 農山漁村文化協会編. 農業技術大系野菜編 8. p.43-44. 農山漁村文化協会. 東京.
- 103) 山浦篤 (1961). ワケギの染色体. 染色体 49: 1524-1528.
- 104) 野菜試験場育種部編 (1980). 野菜の地方品種 (1980・III). p.144-147.